

Imm. Munk's Lehrbuch

der

Physiologie

des

Menschen und der Säugetiere.

Bearbeitet von Prof. Dr. **P. Schultz.**

Siebente Auflage.

Imm. Munk's Lehrbuch

der

Physiologie

des

Menschen und der Säugetiere

für Studierende und Aerzte.

Bearbeitet von

Professor Dr. **P. Schultz,**
Abteilungs-Vorsteher am physiologischen Institut zu Berlin.

Siebente Auflage.

Mit 153 Holzschnitten.

Berlin 1905.
Verlag von August Hirschwald.
NW. Unter den Linden 68.

Vorwort zur siebenten Auflage.

Ein jäher Tod hat dieses Lehrbuch seines Verfassers beraubt. Nun stand es vereinsamt. Mich seiner anzunehmen, dieser Bitte der Witwe des Verstorbenen und der Verlagsbuchhandlung kam ich um so lieber nach, als ich dem Verstorbenen seit Jahren nahe gestanden habe und dadurch mit seinen wissenschaftlichen Anschauungen im allgemeinen, wie mit seinen Absichten für dieses Lehrbuch im besonderen vertraut war.

Angeregt durch die Vorlesungen seines Bruders, Professors H. Munk, hat der Verfasser den gegebenen Stoff im einzelnen in so eigenartiger Weise zu gestalten gewußt, daß dies Buch sich schnell einen hervorragenden Platz unter seinesgleichen erwarb. Bücher haben mit Menschen nicht blos Schicksale gemein, sondern auch das, daß ihr „höchstes Glück doch die Persönlichkeit“ ist. Eine solche stellte das vorliegende Werk als Lehrbuch dar. Auch in ihm fanden sich, wie ich an anderer Stelle schon bemerkt habe, die Vorzüge, welche die Vorlesungen des Verstorbenen auszeichneten: Gleichmäßige Verteilung des Stoffes, Beschränkung auf das Wichtigste und wirklich Gesicherte und Lebendigkeit und Frische in der Darstellung. Durch all das war es besonders geeignet, zur allgemeinen Orientierung in der Physiologie zu dienen; und dies erklärt auch die weite Verbreitung, die es fand, und die es trotz zunehmenden Wettbewerbs behielt.

Bei der Wiederherausgabe hätte es wohl am nächsten gelegen, den seit dem Erscheinen der letzten Auflage eingetretenen Neuerwerb an Tatsachen mit der vom Verstorbenen geübten Zurückhaltung in den Text einzufügen. Ich konnte mich aber nicht dazu

entschließen, einfach den alten Wein in neue Schläuche zu füllen. Ich habe vielmehr den neueren Ergebnissen, Anschauungen und Methoden, da sie doch in der Vorlesung vorgetragen und im Examen, wie später in der Klinik als bekannt vorausgesetzt werden, einen weiteren Umfang eingeräumt, so daß mehrfach im einzelnen das Vorhandene eine Umgestaltung erfahren hat. Ganz besonders trifft dies für die Sinnesphysiologie zu, für die ich schon dem Verfasser eine Neubearbeitung dringend empfohlen, und die er wohl auch schon selbst in Erwägung gezogen hatte. Weitere Aenderungen, die mir nützlich erscheinen, z. B. inbezug auf die Anordnung einzelner Teile, seien einer späteren Auflage vorbehalten.

Möge es mir für jetzt gelungen sein, das überkommene Metall mit dem neuen Zusatz zu einem einheitlichen Gut zu verschmelzen, dessen klarer und voller Klang das Andenken des Verstorbenen lebendig erhalte.

Oktober 1904.

Paul Schultz.

Inhalt.

Zweiter Teil.

Dritter Teil.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom Leben oder die Lehre von den gesamten Vorgängen und Veränderungen im lebenden Tier- und Pflanzenleib. Im weiteren Sinne bezeichnet man sie als Biologie, als die Wissenschaft von der lebendigen Natur. Die Aufgabe der Physiologie ist es, die Verrichtungen der einzelnen Teile oder Organe, ihre Beziehungen zu einander und zum Gesamtkörper der Tiere und Pflanzen, ferner die Einzelheiten der als Lebensprozesse bezeichneten, in den Organismen erfolgenden Veränderungen, die Bedingungen ihres Zustandekommens und die Gesetzmäßigkeit ihres Ablaufes kennen zu lehren. Stützt sich daher die Physiologie einerseits auf die Kenntnis von der Beschaffenheit der einzelnen Organe, auf die Anatomie im weitesten Sinne, und zwar nicht nur auf die gröbere, welche die mit bloßem Auge wahrnehmbare Zusammensetzung lehrt, sondern auch auf die feinere, die Gewebelehre oder Histiologie, ferner auf die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, so bedarf sie andrerseits fast aller naturwissenschaftlichen Zweige, vor allem der Physik, der Chemie und der beschreibenden Naturwissenschaften: Botanik, Zoologie und Mineralogie als ihrer Hilfswissenschaften. Ja genauer betrachtet, sind die Physik und die Chemie nicht als ihre Hilfswissenschaften zu erachten, man kann fast sagen, die Physiologie ist auf Lebewesen angewandte Physik und Chemie. Denn wie sich im Laufe der Darstellung ergeben wird, beherrschen die physikalischen und chemischen Gesetze, denen die starre Welt des Unbelebten unterworfen ist, auch den belebten Tier- und Pflanzenkörper, nur daß dieselben durch das Eingreifen der lebendigen Formelemente manche Modifizierung und Verwickelung erfahren.

Man stellt wohl die Physiologie des Menschen und der Tiere als Zoophysiologie der Pflanzenphysiologie als Phytophysiologie gegenüber; allein abgesehen von der mannigfachen Wechselwirkung zwischen Tier- und Pflanzenreich, von ihrem innigen Zusammenhange hinsichtlich ihres Entstehens, Lebens und Vergehens ist eine Trennung beider seit der fundamentalen Entdeckung von

Schleiden und Schwann, wonach Pflanzen und Tiere auf dieselbe Weise aus Elementarorganismen, den Zellen, zusammengesetzt sind, kaum noch zulässig. Und wenn ungeachtet dessen die Physiologie der Tiere gesondert von der der Pflanzen behandelt wird, so hat dies seinen guten Grund darin, daß das Beobachtungs- und Erfahrungsmaterial beider, im Prinzip zusammengehörigen Disziplinen so mächtig angewachsen ist, daß aus didaktischen Rücksichten eine Trennung beider oder wenigstens eine vorherrschende Behandlung der Tierphysiologie gegenüber der Pflanzenphysiologie geboten ist. Ja, bei der außerordentlichen Mannigfaltigkeit des Tierreiches ist es schon eine der schwierigsten Aufgaben, die im einzelnen mehr oder weniger abweichenden Lebensvorgänge der zahlreichen Tierklassen zusammenfassend zu behandeln, und vollends wirkt diese Mannigfaltigkeit für den ersten Ueberblick, für das Verständnis der Elemente der Tierphysiologie verwirrend. Es hat deshalb seine Berechtigung, die Physiologie einer Klasse des Tierreiches und zwar der am höchsten stehenden, zu der auch der Mensch gehört, der Säugetiere, gesondert zu betrachten und nur insoweit auf die übrigen Klassen gelegentlich zurückzugreifen, als es sich um Erfahrungen handelt, die bisher aus äußeren oder inneren Gründen sich an den Säugetieren nicht haben gewinnen lassen.

Auf der andern Seite ist eine noch engere Begrenzung des Gebietes, die alleinige Behandlung der Physiologie des Menschen, um so weniger tunlich, als wir, streng genommen, von der Physiologie des Menschen nicht allzu viel wissen. Die Beobachtungen, die sich am lebenden Menschen oder an Hingerichteten oder endlich in Krankheitsfällen, gleichsam an von der Natur angestellten Versuchen, in dieser Hinsicht haben gewinnen lassen, sind — die Lehre von den Sinnen ausgenommen — zumeist so lückenhaft, daß sie eine nur einigermaßen befriedigende Kenntnis von den Verrichtungen des menschlichen Körpers nicht hätten verschaffen können. Dagegen sind wir in der glücklichen Lage, den Lebensvorgängen der den Menschen teils verwandten, teils nahestehenden andern Säugetiere, für viele Fragen auch den Vögeln, Amphibien und Reptilien auf dem Wege der Beobachtung und des Versuches Verständnis abzulauschen. Der Versuch am Tiere, d. h. die Beobachtung der Lebenserscheinungen am lebenden oder frisch getöteten Tiere unter willkürlich von uns gesetzten Bedingungen bietet daher eins der wesentlichsten Hilfsmittel zur Erforschung der physiologischen Vorgänge, und die vorsichtige Uebertragung der an andern Säugetieren gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen ist um so eher gestattet, als einmal die Uebereinstimmung zwischen den Lebensprozessen des Menschen und der Tiere in vielen Punkten tatsächlich festgestellt und nicht selten direkt zu beobachten ist, und zum andern in den Verrichtungen gleichartiger Formelemente, mögen diese nun im Körper des Menschen oder eines andern Säugetieres vorkommen, unzweifelhafte Analogieen bestehen, nur daß sich hierbei qualitative oder quantitative Abweichungen geltend machen.

Der Versuch am lebenden Tiere, die Vivisektion, ist daher auch für den Ausbau unseres Wissens von den normalen Lebenserscheinungen des Menschen eins der wichtigsten Hilfsmittel und bei den innigen Beziehungen, die zwischen den Vorgängen im gesunden und kranken Körper bestehen, insofern letztere nur Abweichungen von der Norm darstellen, zugleich für die Ergründung der abnormen Lebensvorgänge, die man als Krankheiten zusammenfaßt, von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Der einzig durchgreifende Unterschied zwischen Organismen oder Lebewesen und Anorganismen, den Objekten der unbelebten Natur, besteht darin, daß in den letzteren zwar eine Anziehungskraft vorhanden ist, welche die einzelnen starren und gleichartigen Teilchen zu Aggregaten vereinigt und zu bestimmten Formen, Kristallen, anordnet, daß aber in ihnen die Mineralteilchen im ruhenden, statischen Gleichgewicht unverändert verharren. Demgegenüber ist ein jedes lebende Wesen, ein jeder Organismus, gleichviel ob Tier oder Pflanze, mit dem Vermögen begabt, Stoffe der Außenwelt aufzunehmen, sie chemisch so zu verarbeiten, daß sie zu Bestandteilen des eigenen Leibes werden, „Assimilation“, und dafür Stoffe auszuscheiden, die für ihn unbrauchbar geworden sind, „Dissimilation“. Ungeachtet scheinbarer Konstanz der äußeren Form und Beschaffenheit, befindet sich daher der Organismus in einem steten Fluß, in einem steten Wechsel der ihn zusammensetzenden und die Kraftäußerung bedingenden Stoffe, ein Zustand, der, wofern die aufgenommene und abgegebene Stoffmenge, sowie die am und vom Organismus geleistete Arbeit im Gleichgewicht sind, nach E. du Bois-Reymond „dynamisches Gleichgewicht“ heißt.

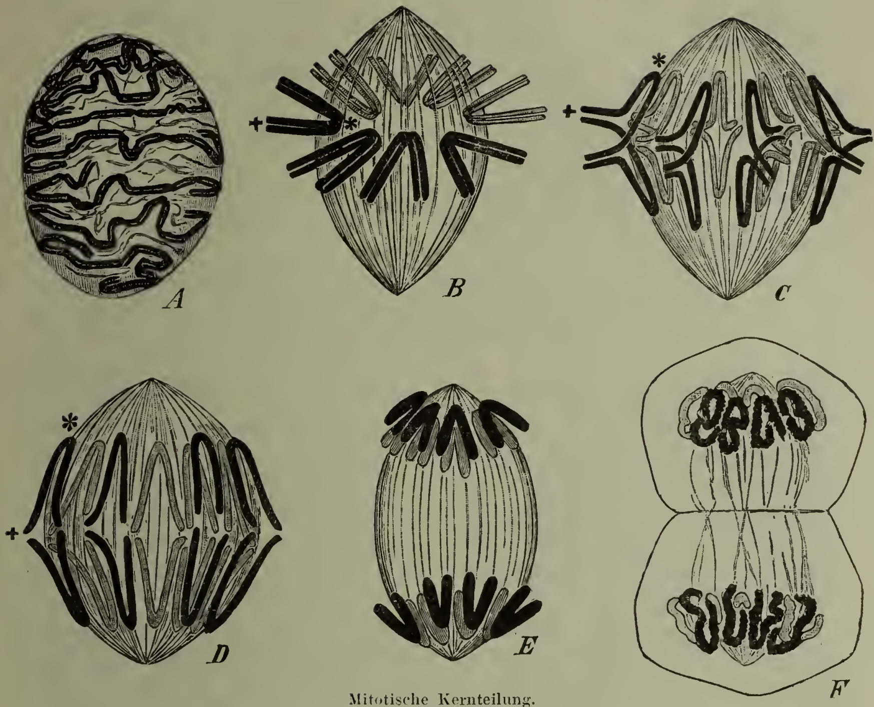
Die jedem Lebewesen zukommende Fähigkeit, mit der Außenwelt in Wechselwirkung zu treten, besitzen schon die Elementarorganismen, die Zellen, aus denen sich alle pflanzlichen und tierischen Gebilde aufbauen. Die Pflanzenzellen bestehen nach dem zuerst von Schleiden (1838) aufgestellten Schema aus einer doppelt konturierten Zellmembran oder Zellulosenkapsel, einem feinkörnigen, eiweißartigen Inhalt, dem Zelleib, dessen periphere verdichtete Schicht von v. Mohl als „Primordialschlauch“ bezeichnet worden ist, einem im Zelleib suspendierten sphärischen Bläschen, dem Zellkern (nucleus), der seinerseits wieder ein oder mehrere glänzende Körnchen, die Kernkörperchen (nucleolus) enthält. Schleiden ist der Nachweis gelungen, daß alle pflanzlichen Organismen durch die Form einer Zelle hindurchgehen müssen. Die Verallgemeinerung dieser Theorie, die Uebertragung derselben auf die tierischen Organismen ist das Verdienst von Theodor Schwann (1839). Während Schwann das Schema der Pflanzenzelle auch für die tierische Zelle aufstellte, überzeugte man sich weiterhin, daß die Zellulosenkapsel niemals, die dem Primordialschlauch zu vergleichende Zellmembran nur wenigen tierischen Zellen zukommt. Zu einer tierischen Zelle gehört nur ein

Zellleib, ein Kern und ein Kernkörperchen. Der Zellleib besteht aus einer festweichen Masse, die in ihrer Beschaffenheit der Leibessubstanz der niedersten Tiere (Protisten) ungemein ähnelt, „Protoplasma“. Dieses, ob faden-, netz- oder wabenartig gebaut, setzt sich aus einer festeren und einer weicheren Masse zusammen, welch letztere körnige Einschlüsse enthält; es zeigt die Grundeigenschaften lebender Materie: Eigenbewegung (Kontraktilität) und Reizbarkeit, d. h. die Fähigkeit, auf äußere (oder innere) Einwirkungen (Reize) zu Eigenbewegungen veranlaßt zu werden.

Jedes Wachstum, jede Neubildung der Organismen erfolgt von den Zellen aus; aus den alten Zellen gehen neue Zellen durch Teilung hervor, und zwar in der Weise, daß zuerst der Zellkern eine Einschnürung zeigt, biskuitförmig wird, diese Einschnürung immer tiefer greift, bis endlich aus einem Kern zwei geworden sind. Alsdann beginnt auch das Zellprotoplasma sich ähnlich einzuschnüren, und schließlich gehen aus einer Zelle zwei getrennte, kernhaltige Zellen hervor, von denen nun eine jede ihrerseits einen ähnlichen Teilungsprozeß durchmachen kann (sog. direkte Kern- und Zellteilung). Remak (1841) und Virchow (1847) gebührt das Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß stets die neuen Zellen aus alten Zellen hervorgehen, so daß hier die Regel gilt: omnis cellula a cellula.

Neben dieser direkten Kernteilung, die, wie wir jetzt wissen, nur bei Rundzellen (Leukocyten) und einzelligen Organismen (Amöben u. a.) vorkommt, haben neuere Untersuchungen, unter denen in erster Linie die von Flemming (1878) zu nennen sind, einen anderen Modus der Kernteilung (Fig. 1) an den verschiedensten normalen und pathologischen Gebilden des Tierreiches und an den Pflanzenzellen erkannt. Der Kern selbst ist ein kompliziertes Gebilde, an dem man eine Kerngerüstsubstanz mit körnigen, darin eingebetteten Gebilden zu unterscheiden hat, die wegen ihrer hervorragenden Färbbarkeit „Chromatin“ genannt werden. Der ebenso wenig wie die Gerüstsubstanz sich mit Kernfärbemitteln färbende Kernsaft erfüllt die Hohlräume des Kerngerüstes und enthält ein oder mehrere Kernkörperchen, die eine konzentrierte Chromatinschicht zu sein scheinen. Das Kerngerüst nebst Chromatinkörpern (Waldeyer's Chromosomen) bildet sich zu Strängen um, aus ihnen werden Knäuel (A), die Knäuelfäden werden durch Querteilung in eine Anzahl von Segmenten zerlegt, die sich in Sternform (Monaster) anordnen (B), dann spaltet sich jedes Segment der Länge nach in zwei Hälften (C), die sich zu Tochterkernportionen (D) anordnen (Metakinese), getrennte Tochterkerne bilden (Dyaster, E), von denen schließlich jeder wieder die Knäuelform annimmt (F). Der Kernteilung folgt die Teilung des Zellprotoplasmas, worauf beide Kerne in den Ruhestand übergehen. Von bestimmendem Einfluß bei dieser Art der Kernteilung ist van Beneden's (1875) Zentralkörper oder Centrosoma, das, zur Seite des Kerns in

Fig. 1.



Mitotische Kernteilung.

Kügelchenform im Protoplasma gelegen, sich vor der Kernteilung in zwei Polkörperchen spaltet und durch die von ihnen ausgehende Fäden, „Spindel“ (B, C, D, E), die Richtung bestimmt, in der die Kernfragmente nach der Teilung auseinandergehen. Bei den Reifeerscheinungen des Eies wird darauf noch zurückzukommen sein. Diese Form der indirekten Kern- und Zellteilung, die sich in $^1/_2$ bis 5 Stunden abspielt, bezeichnet man als Mitose (Fadenbildung) oder „mitotische Kernteilung“, und dem entsprechend die oben (S. 4) geschilderte direkte Teilung als die „amitotische“.

Die Zellen sind die letzten Elemente, aus denen sich die Gewebe aufbauen. Allein die Gewebe sind nicht ausschließlich aus Zellen zusammengesetzt. Wie die Zellulosenkapseln der Pflanzenzellen nicht die eigentlichen Zellmembranen vorstellen, sondern nur sekundäre Ablagerungen auf das Protoplasma, so können auch auf den Leib der tierischen Zelle Ablagerungen stattfinden, letztere zuweilen sogar übermächtig werden, wie dies bei den Bindesubstanzen: Bindegewebe, Knorpel und Knochen tatsächlich der Fall ist. Diese verschieden geformte Substanz „Interzellularsubstanz“ ist als Erzeugnis der Zellen anzusehen; ihre Menge ist in den verschiedenen Geweben sehr variierend, bald nur spärlich, bald so überreichlich, daß durch sie die Zellen ganz in den Hintergrund gedrängt werden.

Endlich gibt es hochentwickelte Gewebe, wie die quergestreifte Muskel- und die Nervenfaser, die ohne weiteres nicht mehr ihren Ursprung aus Zellen erkennen lassen, nur daß die an ihnen noch nachweisbaren Kerne auf ihre Entstehung aus Zellen hinweisen.

Da nun jede einzelne Zelle einem unablässigen Zerfall und Wiederaufbau unterliegt, so werden auch die Organismen als Aggregate von Einzelzellen in einem steten Wechsel der sie zusammensetzenden Stoffe begriffen sein. Diese fortwährende Stoffaufnahme und Stoffabgabe des Pflanzen- und Tierkörpers, auf denen die Ernährung und das Wachstum beruht, bezeichnet man als den Stoffwechsel der Organismen. Es ist aber auch der Tierkörper gewisser Leistungen, sog. Kraftäußerungen fähig; Tiere, in besonderem Maße die Warmblüter, produzieren Wärme, sie vermögen ferner ihre Stellung zu der Umgebung oder die Lage ihrer einzelnen Teile zu verändern, ihre Umgebung, d. h. die Außenwelt zu beeinflussen, hinwiederum aber auch von ihr sich beeinflussen zu lassen. Endlich kommt Tieren wie Pflanzen, wenn sie eine gewisse Stufe der Entwickelung erreicht haben, die Fortpflanzungsfähigkeit zu, das Vermögen sich zu vervielfältigen und die Gattung fortzupflanzen. Von Pflanzen und Tieren lösen sich zellige Gebilde ab, die selbst sich wieder zu Individuen derselben Art entwickeln; durch diese Generationsfähigkeit ist die Fortdauer der einzelnen Arten gesichert.

Es zerfällt demnach die Physiologie der Tiere in drei Hauptabschnitte: die Lehre vom Stoffwechsel, die Lehre von den Leistungen (neuerdings auch die Lehre vom Kraftwechsel genannt) und die Lehre von der Fortpflanzung der Tiere. Dabei aber sei gleich bemerkt, daß diese drei Teile nicht als von einander unabhängig, als koordiniert anzusehen sind. Vielmehr ist im Stoffwechsel, wie er die Quelle des Wiederaufbaues und der Erneuerung der zu Verlust gehenden Leibessubstanz ist, auch einzig und allein die eigentliche Kraftquelle zu suchen, deren verschiedenartige Aeußerungen sich als Leistungen (Wärme, Bewegung, Elektrizität) und Fortpflanzungsvermögen des Organismus darstellen. Die Beweise hierfür sollen später gebracht werden. Sinkt die Stoffabnahme und damit die Energie des Stoffwechsels, so vermindert sich auch die Leistungsfähigkeit und das Fortpflanzungsvermögen und erlischt vollends bei längerem Mangel der Stoffzufuhr.

Erster Teil.

Der Stoffwechsel.

Der wesentliche Grundvorgang der gesamten tierischen Lebensprozesse besteht in einem kontinuierlichen chemischen Umsatz und Verbrauch der die Gewebe und Säfte des Körpers zusammensetzenden Stoffe. Ueberall nun, wo ein Stoffverbrauch stattfindet, muß, wenn er dauernd auf einer bestimmten Höhe erhalten werden soll, für den verbrauchten Stoff fortwährend neuer herangeschafft werden. Man kann sich hiervon an dem Beispiel einer gewöhnlichen Leuchtflamme oder eines Herdfeuers leicht überzeugen. Auf der anderen Seite ist es ebenso notwendig, daß die verbrauchten Stoffe fortgeschafft werden, also für unser Beispiel: die durch Verbrennen entstehende Kohlensäure, der Rauch, die Asche u. s. w. Damit der Stoffverbrauch ermöglicht ist, muß Stoff zu- und abgeführt werden können, und zwar zu und von jedem Teile des Tierkörpers. Den Weg, auf dem in das Innere der Organe zur Deckung des durch den stetigen Verbrauch entstehenden Fehlbetrages neue Ersatzstoffe zugeführt und die für den Körper unbrauchbar gewordenen oder überschüssigen Produkte wieder abgeführt und den verschiedenen Ausscheidungsorganen übergeben werden, stellen die Blutgefäße vor. Der *eigentliche Vermittler des Stoffwechsels* ist das Blut, das in ein besonderes gegen die Organparenchyme abgegrenztes, durch den ganzen Körper verzweigtes kommunizierendes Röhrensystem eingeschlossen, mittelst einer Pumpvorrichtung, welche das Herz vorstellt, durch alle Organe hindurch getrieben wird und überall mit diesen durch die dünnen porösen Wandungen der feinsten Blutgefäße in mittelbaren Verkehr tritt. Das Blut ist der Träger aller für den Chemismus der Gewebe erforderlichen Stoffe, so daß diese das Material, dessen sie bedürfen, dem Blute entnehmen und hinwiederum die Abfälle ihrer eigenen chemischen Prozesse dem Blute überliefern können. Stockt die Blutzufuhr für einige Zeit, so ändert sich der physikalisch-chemische Zustand der Zellen der Organe und Gewebe, bei vollständiger Erhaltung ihrer äußeren Form derart, daß letztere nicht mehr ihre Funktionen erfüllen und, auch wenn reichlich Blut

wieder zugelassen wird, nur selten wieder zur Funktion gebracht werden können; man nennt dann das Gewebe oder Organ „abgestorben“ oder „physiologisch tot“.

1. Das Blut.

Bei allen Wirbeltieren, den Lanzettfisch (Amphioxus lanceolatus) ausgenommen, sieht das Blut rot aus, ebenso bei Schnecken und Regenwürmern. Bräunlich bis bläulich ist das Blut der Krebse, gelb das vieler Insekten, bei denen auch grünes Blut vorkommt, bei vielen Wirbellosen ist es farblos. Es ist schaumig, klebrig, selbst in dünner Schicht noch undurchsichtig, von salzigem Geschmack, von alkalischer Reaktion (gegen Lackmus), besitzt bei den verschiedenen Tiergattungen einen charakteristischen, von flüchtigen Fettsäuren herrührenden Geruch (halitus sanguinis) und eine hohe, bei den Säugetieren zwischen 37 und 40 °, bei den Vögeln zwischen 41 und 43 ° C. schwankende Temperatur. Das spezifische Gewicht des Blutes beträgt beim erwachsenen Manne im Durchschnitt 1·058 (kann schwanken zwischen 1·045 und 1·075) und schwankt bei den Säugetieren zwischen 1·050 und 1·062 (das des Wassers = 1 gesetzt).

Aus der Ader gelassen, verwandelt es sich meist in kurzer Zeit, 2—15 Minuten, in eine elastisch weiche Gallerte, etwa wie erkaltender Leim, man sagt dann: das Blut ist geronnen. Nach kürzerer oder längerer Zeit zeigen sich auf der Oberfläche der gallertartigen roten Masse gelbliche bis bernsteingelbe Tropfen; diese nehmen an Menge zu, während die geronnene Masse sich zusammenzieht und sich dabei von der Wand des Gefäßes ablöst, schließlich schwimmt das rote, meist als ein nach oben abgestumpfter Kegel erscheinende Gerinnsel in der gelblichen Flüssigkeit. Das Gerinnsel nennt man den Blutkuchen (placenta sanguinis) und die von ihm ausgepreßte, klare oder etwas trübe, hell- oder dunkelgelb gefärbte Flüssigkeit, Blutwasser oder Blutserum (liquor sanguinis).

Fängt man Pferdeblut direkt aus der Ader in einem auf Eis stehenden hohen und schmalen Zylinderglase auf, so beobachtet man einen etwas anderen Vorgang. Man sieht allmählich die rot erscheinende Blutsäule an Länge abnehmen — Gerinnung tritt in der Kälte nicht ein —, nach einiger Zeit erscheint nur die untere Schicht, etwa bis zur halben Höhe der Säule, dunkelrot und undurchsichtig, aber noch beweglich, während darüber eine klare bernsteingelbe Flüssigkeit ruht. Sieht man genauer zu, so bemerkt man an der Grenze zwischen beiden eine schmale graue undurchsichtige Schicht, die etwa $1/_{40}$ bis $1/_{50}$ von der Höhe der ganzen Blutsäule mißt. Die darüber ruhende klare gelbe Flüssigkeit, welche etwa die halbe Höhe der ganzen Säule einnimmt, heißt Blutplasma; letzteres kann man durch vorsichtiges Abheben

mittelst einer Pipette rein gewinnen. Beim normalen Blut vom Menschen, Rind, Schaf, Schwein, Hund und Kaninchen gelingt diese Trennung nicht, nur zuweilen beim Aderlaßblut in Fällen von Entzündungskrankheiten oder vorgerückter Schwangerschaft. Das Blutplasma hat eine (gegen Lackmus) alkalische Reaktion und ein spezifisches Gewicht von 1·027.

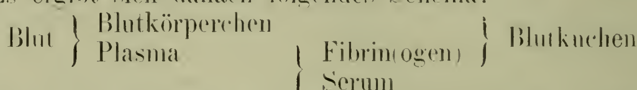
Untersucht man die rote undurchsichtige, auf dem Boden ruhende Schicht unter dem Mikroskop, so sieht man, daß sie aus dicht gedrängten grünlich-gelben rundlichen Gebilden besteht, die in Haufen an einander liegen und rote Blutkörperchen heißen, der „Blutkörperchenbrei“; in der schmalen, grauen, undurchsichtigen Schicht, unmittelbar an der Grenze des Plasma finden sich, wie kurz vorweg genommen werden mag, die weißen oder farblosen Blutzellen; mit beiden Arten von Blutkörperchen werden wir uns noch ausführlicher zu beschäftigen haben. Aus dem eben angestellten Versuch ist zu schließen, daß das Blut aus einem klaren gelben Plasma besteht, in welchem reichlich rote und spärlicher farblose Blutkörperchen aufgeschwemmt, suspendiert sind. Gelingt es, wie beim Pferdeblut, die Gerinnung durch Kälte fern zu halten oder wenigstens zeitlich hinauszuschieben, so senken sich die dichteren Blutkörperchen zu Boden, es sondert sich das klare gelbe Plasma von den darin aufgeschwemmten Blutkörperchen. Plasma ist also Blut ohne Blutkörperchen.

Nimmt man einen Teil des Plasma aus der Kältemischung heraus und läßt ihn bei Zimmertemperatur in einem Reagenzglase stehen, so beobachtet man schon nach kurzer Zeit eine schwerere Beweglichkeit, eine leicht gallertige Beschaffenheit desselben, schließlich kann man das Reagenzglas umkehren, ohne daß der Inhalt herausläuft oder herausfällt. Also gerinnt das Plasma und zwar um so schneller, je höher die Umgebungstemperatur ist. Ueberläßt man die gallertige Masse sich selbst, so sieht man nach Verlauf einiger Zeit auch hier feine gelbliche Tropfen zuerst auf die Oberfläche ausgestoßen werden, diese nehmen an Menge zu, dabei löst sich die Gallerte von der Wand ab und schließlich schwimmt ein weißes fadiges Gerinnsel in der gelben Flüssigkeit, die nichts anderes als Blutserum ist. Den geronnenen Körper nennt man wegen seiner faserigen Beschaffenheit Blutfaserstoff oder Fibrin. Das Plasma besteht also aus dem Blutserum und einem flüssigen, aber gerinnbaren Körper, der die Muttersubstanz des Fibrins ist und deshalb Fibrinogen (Fibrinbildner) heißt (S. 27). Blutserum ist mithin Blutplasma ohne Fibrinogen.

Im langsam gerinnenden Blut, z. B. im Pferdeblut, spielt sich der Gerinnungsvorgang bei gewöhnlicher Umgebungstemperatur anders ab, als bei 0°; hier haben die Blutkörperchen Zeit, sich aus den obersten Schichten zu senken, so daß die Sonderung in Plasma und morphotische Elemente, teilweise wenigstens, erfolgen kann. Tritt dann die Gerinnung ein, so ist der oberste verjüngte Teil des kegelförmigen Blutkuchens von roten Blutkörperchen fast frei und

sieht daher mehr oder weniger farblos oder grau aus, und diesen obersten grauen Teil des Blutkuchens nannten die alten Aerzte Speckhaut, crusta phlogistica oder inflammatoria, weil sie die nämliche Erscheinung häufig an dem langsam gerinnenden Aderlaßblut von an Entzündungskrankheiten leidenden Menschen sahen, während sie dieselbe beim schneller gerinnenden Blute gesunder Individuen vermißten, wo der Blutkuchen von oben bis unten gesättigt rot erscheint.

Es ergibt sich danach folgendes Schema:



Wird das aus der Ader gelassene Blut mit Sand, Glassplittern, Quecksilber geschüttelt oder mit einem Stabe geschlagen, so scheidet sich das Gerinnsel an der Oberfläche des eingeführten Fremdkörpers aus: man kann so das Gerinnsel am Stabe gewinnen. Mit reichlichem Wasser gewaschen, stellt es eine weiche faserige elastische Masse vor, die mit dem uns schon als Faserstoff oder Fibrin bekannten Körper identisch ist: das von dem Gerinnsel mittelst Filtration durch feine Gaze getrennte Blut, das „geschlagenes oder defibriniertes Blut“ heißt, bleibt dauernd flüssig. Defibriniertes Blut ist also Blut ohne Fibrinogen (oder Serum + Blutkörperchen). Blut vom Menschen, Hund und Kaninchen liefert 0·1—0·4 pCt., Pferdeblut 0·5 pCt. und darüber an (trockenem) Fibrin: bei entzündlichen Krankheiten kann der Gehalt an Fibrin bis auf 1 pCt. steigen. Die Menge des bei der Gerinnung entstehenden Fibrins ist stets kleiner als die Menge des Fibrinogens, aus dem es entstanden ist. Doch erscheint das Volumen des Fibrins sehr groß, weil es durch Wasseraufnahme stark gequollen ist.

Die Gerinnung des Blutes hat als Schutzmittel für den Körper große Bedeutung, indem bei mäßiger Blutung aus kleinen Blutgefäßen das Gerinnsel als Pfropf die Gefäßöffnung verschließt und dadurch dem weiteren Blutaustritt vorbeugt. Die Schnelligkeit der Blutgerinnung ist bei den verschiedenen Tieren eine verschiedene: bei Säugetieren ist sie im allgemeinen sehr groß. Im Menschenblut beginnt die Gerinnung nach 2 bis 3 Minuten, etwas später, nach 4—5 Minuten, beim Hunde- und Kaninchenblut, nach 8 Minuten beim Schweine- und Rinderblut, nach etwa 15 Minuten beim Pferdeblut. Vogelblut, direkt aus der Arterie aufgefangen (ohne über die Wunde zu laufen), gerinnt erst nach 2 bis 8 Tagen (Delezenne, Arthus). Ebenfalls äußerst langsam gerinnt das Blut der übrigen Wirbeltiere mit kernhaltigen Blutkörperchen (Reptilien, Amphibien, Fische [s. S. 17]). Nach Boll gerinnt das Blut des Hühnchens im Ei nicht vor dem 12. bis 14. Tage der Bebrütung.

Die Gerinnung wird befördert einmal durch höhere Umgebungstemperatur, ferner durch den Kontakt des Blutes mit Fremdkörpern, zuweilen schon mit den eigenen Geweben oder Gewebsflüssigkeiten (so besonders bei Vögeln). Verzögert wird die Gerinnung durch niedrige Temperaturen, durch Verminderung

des Sauerstoffgehaltes und Vermehrung des Kohlensäuregehaltes: daher venöses und noch mehr Erstickungsblut langsamer gerinnt, als arterielles. Verzögert wird die Gerinnung ferner, wie schon Hewson (1771) gefunden hat, durch Zusatz kleiner Mengen kaustischer Alkalien oder von kohlensauren Alkalien, oder endlich von neutralen Alkalisalzlösungen, so Natriumsulfat (Glaubersalz), Magnesiumsulfat (Bittersalz), Salpeter, Chlornatrium. Auch Zuckerlösungen verzögern die Gerinnung, daher man nach Joh. Müller aus dem mit 2 proz. Zuckerlösung verdünnten Froschblut das Plasma durch Filtrieren von den (relativ großen) Blutkörperchen abscheiden kann; in dem blutkörperfreien Filtrat tritt erst später Gerinnung auf. Ganz aufgehoben wird die Gerinnung durch reichlichen Salzzusatz; bei Zusatz von 1 Volumen konzentrierter Glauber- oder Bittersalzlösung zu etwa 3 Volumen Pferdeblut erhält man daher auch bei höheren Temperaturen sehr schön die Abscheidung des Plasma und der Blutkörperchen. Will man so gewonnenes Plasma zum Gerinnen bringen, so muß man das Salz, das die Gerinnung hindert, durch Wasserzusatz verdünnen: es gerinnt dann am ehesten beim Zusatz der zwei- bis dreifachen Wassermenge, darüber hinaus um so langsamer, je größer die Wassermenge, je weniger also gerinnungsfähige Substanz im Verhältnis zum Volum des Gemisches vorhanden ist. Die Gerinnung wird ferner verhindert durch Zusatz von kalkfällenden Mitteln, z. B. Kaliumoxalatlösung (zu 0·2 pCt.) oder Fluornatrium (zu 1 pCt.), endlich durch Einführung genügender Mengen von Propeptonen (Albumosen), Seifen oder Blutegelextrakt ins Gefäßsystem (z. B. bei lebenden Hunden) vor der Blutentnahme.

Was ist nun die Ursache davon, daß innerhalb der Blutgefäße des lebenden Tieres das Blut nicht gerinnt? Sind doch höhere Temperatur, Kontakt mit festen Körpern, ständige Bewegung gerade Momente, welche die Gerinnung befördern. Schon Astley Cooper hat die Bedeutung der lebenden Gefäßwand wahrscheinlich gemacht, doch hat erst Brücke (1857) das gerinnunghemmende Vermögen derselben erwiesen. Daß der Abschluß der Luft nicht etwa die Gerinnung verhindert, ergibt sich daraus, daß auch direkt aus der Ader über Quecksilber aufgefangenes Blut gerinnt. Schnitt Brücke ein an den abgehenden Gefäßstämmen unterbundenes Frosch- oder Schildkrötenherz ab, so daß es mit Blut gefüllt weiter pulsierte, was unter günstigen Verhältnissen noch mehrere Tage hindurch geschehen kann, so bleibt das Blut innerhalb des schlagenden Herzens flüssig; sticht man das Herz an, so gerinnt das ausfließende Blut in kurzer Zeit. Man könnte danach glauben, es möchte die stete Bewegung des Blutes zur Erhaltung seines flüssigen Zustandes erforderlich sein: diese Auffassung wird durch einen schon von Hewson angegebenen Versuch widerlegt: bindet man beim Hunde ein 6 cm langes Stück einer isolierten Vene so ab, daß in dem ausgeschalteten Gefäßstück eine gewisse Menge Blut abgeschlossen ist, so bleibt dieses noch eine Reihe von

Stunden hindurch flüssig, gerinnt aber binnen Kurzem, sobald das zwischen den Ligaturen befindliche Gefäßstück angeschnitten wird. Es geht also von der Innenfläche der lebenden Gefäßwand ein Einfluß aus, der die Gerinnung des Blutes verhindert. Innerhalb der Gefäße gerinnt selbst nach dem Tode das Blut langsamer, als das aus der Ader gelassene.

Dies ist der Grund, weshalb man bei Eröffnung des Herzens von Leichen sehr häufig weiche gallertige Gerinnsel findet „Herzpolypen", die indes nichts anderes sind, als von Blutkörperchen mehr oder weniger freies geronnenes Plasma; hier hatten in Folge des allmählichen Absterbens der Gefäßwand die Blutkörperchen genügend Zeit sich zu senken, wie beim langsam gerinnenden Pferdeblut, und erst dann ist in dem darüber gelagerten Plasma Gerinnung eingetreten. Es handelt sich hier also um verlangsamte Blutgerinnung mit Bildung einer Speckhaut (S. 10). Ebenso wie an der absterbenden Gefäßwand und an Fremdkörpern, die in die Blutbahn eingeführt werden, setzen sich an Rauhigkeiten der inneren Gefäßwand, an Kalkablagerungen und Verschwärungen derselben, wie solche als krankhafte Veränderungen entstehen, Gerinnsel an.

E. Freund hat gefunden, daß das Blut flüssig bleibt, wenn es mittelst einer gut gefetteten Glasröhre (Kanüle) unter Oel oder in innen mit Vaselin ausgestrichene Gefäße aufgefangen wird, daß es ferner auch nicht gerinnt, wenn das so aufgefangene Blut mit einem gut eingeölten Glasstabe geschlagen wird, aber sehr rasch gerinnt, wenn es mit einem uneingefetteten Glasstabe geschlagen oder in ein nicht eingefettetes Auffangegefäß übergefüllt wird. Danach scheinen Rauhigkeit der Wand, Staubpartikel, krankhafte Veränderungen der inneren Gefäßwand, überhaupt Fremdkörper den Anstoß zur Gerinnung zu geben; infolge davon scheinen an den Blutkörperchen gewisse Veränderungen einzutreten, die zur Gerinnung führen (S. 27).

Chemie des Fibrins und der Eiweißkörper. Das Fibrin, der Faserstoff, gehört zu der wichtigsten Klasse der den Tierkörper konstituierenden Substanzen, zu den Eiweißkörpern oder Proteïnstoffen. Diese kommen in fast allen tierischen Geweben und Flüssigkeiten vor, bilden die Hauptmasse der festen Stoffe des Protoplasmas und damit aller Gewebe und Organe, mit ihrer Hülfe regenerieren sich die zelligen Elemente, daher die Proteïnstoffe auch als histiogene oder organogene Stoffe bezeichnet werden. Sie sind an den Zersetzungsprozessen, die im Tierkörper ablaufen, in erster Linie beteiligt. Sie alle enthalten C, H, O, N, S, einige auch P, und zwar:

C . . .	50·6—54·5 pCt.	(im Mittel 53·8 pCt.
H . . .	6·6— 7·3 „	„ „ 7·1 „
N . . .	15·4—17·6 „	„ „ 15·9 „
O . . .	21·5—23·5 „	„ „ 22·5 „
S . . .	0·3— 2·2 „	„ „ 1·2 „
(P . . .	0·4— 0·9 „)	„ „ 0·7 „)

Doch ist weder ihre chemische Formel, noch ihre Konstitution zu ermitteln gelungen, ist es doch meist sehr schwierig, sie kristallisiert zu erhalten; ja infolge ihrer außerordentlichen Ver-

änderlichkeit hat ihre Reindarstellung mit den größten Schwierigkeiten zu kämpfen. Sie gehören allermeist zu den sogenannten kolloidalen, nicht durch Tierhäute oder Pergamentpapier hindurchgehenden Körpern, bilden mit Wasser schäumende Lösungen, die meist mehr oder weniger opalisieren und die Polarisationsebene nach links drehen, sie haben mehr oder weniger die Neigung, aus dem gelösten Zustande in eine unlösliche, aber quellbare Modifikation überzugehen: den Uebergang aus der einen in die andere bezeichnet man als Gerinnung bezw. Koagulation.

Eiweißreaktionen. Aus neutralen oder schwach sauren Lösungen werden die Eiweißstoffe z. B. Hühnereiweiß gefällt ohne wesentliche Veränderung: durch Aussalzen (z. B. mit Ammonsulfat) oder durch kurzdauernde Einwirkung von Alkohol im Ueberschuss; ferner gefällt, unter Koagulation der Eiweißstoffe: durch längere Einwirkung von Alkohol, sowie durch Erhitzen bei saurer Reaktion der Lösung (für die verschiedenen Eiweißstoffe liegt die Koagulationstemperatur zwischen 43 und 75° C.), endlich durch Salpetersäure (scharfe Reaktion „Heller's Probe"). Weiter wird Eiweiß aus seiner Lösung niedergeschlagen, unter Entstehung unlöslicher Verbindungen der Eiweißstoffe mit dem Fällungsmittel: durch die Salze der Schwermetalle (z. B. Bleizetat, Quecksilberchlorid), durch einige schwache Säuren (z. B. Metaphosphorsäure), durch Gerbsäure (Tannin), durch Pikrinsäure, durch Ferrocyanwasserstoff (Ansäuern mit Essigsäure und vorsichtiger Zusatz von Ferrocyankalium), durch die sog. Alkaloidreagentien (Phosphorwolframsäure; Kaliumquecksilberjodid oder Kaliumwismutjodid bei Gegenwart freier Salzsäure). Außerdem gibt gelöstes Eiweiß ebenso wie koaguliertes z. B. gekochtes Hühnereiweiß eine Reihe von Färbungsreaktionen, die von besonderer Schärfe sind. Mit konzentrierter Salpetersäure erhitzt geben sie eine gelbe Färbung (Xanthoproteinsäurereaktion), die durch Uebersättigen mit Ammoniak in Orange übergeht. Nach Lösen in Eisessig färben sie sich mit konz. Schwefelsäure schön purpurrot bezw. violett (Adamkiewicz's Reaktion), beim Erwärmen mit Millon's Reagens (Lösung vom salpetersaurem Quecksilberoxyd, die etwas salpetrigsaures Quecksilberoxyd enthält) rosa- bis tiefrot, mit kaustischem Alkali und einer Spur Kupfersulfatlösung erhitzt rot-violett (Biuretreaktion), mit konz. Salzsäure werden sie beim Stehen violet oder schön blau. Die Xanthoprotein-, Millon's und Adamkiewicz's Reaktion benutzt man wegen ihrer Schärfe zum Nachweis von Eiweiß da, wo es sich nur in Spuren vorfindet. — Ein Teil des Schwefels ist durch heiße Aetzlauge leicht abspaltbar, mit Bleiazetat Bleisulfid liefernd (neutraler od. bleischwärzender S), ein anderer so fest im Molekül gebunden, daß er erst nach Zerstörung desselben (z.B. durch Schmelzen mit Kali und Salpeter) als Schwefelsäure nachweisbar wird (oxydierter S).

Die (relativ) einfachen Eiweißstoffe: Proteïne zerfallen in zwei Hauptgruppen, in die nativen oder genuinen, wie sie in der Natur vorkommen, und in die transformierten oder denaturierten, die durch chemische (Säuren, Alkalien), physikalische (Hitze) oder biologische (Verdauung) Einwirkung verändert sind. Die nativen haben drei Untergruppen: Albumine, Globuline und Nukleoalbumine (Kerneiweißstoffe). Die Albumine (Eier-, Serum-, Lakt-

albumin) sind in Wasser löslich und koagulieren beim Erhitzen ihrer Lösungen auf 70—75° C.; sie sind die schwefelreichsten der bisher untersuchten Eiweißkörper. Die Globuline (Serumglobulin, Fibrinogen, [Muskel-]Myosin) sind in der Regel in Wasser unlöslich, dagegen löslich in 2—10proz. Kochsalzlösung und koagulieren beim Erhitzen dieser Lösung. Während die Albumine und Globuline nur C, H, N, O, S enthalten, schließen die Nukleoalbumine auch P im Molekül ein. Deswegen hat man sie früher fälschlicherweise mit den Nukleoproteïden zusammengestellt. Sie geben aber nicht, wie diese, bei der Spaltung Nukleïnsäuren und Xanthinbasen. Sie verhalten sich wie schwache Säuren, sind in Wasser und Neutralsalzen fast unlöslich, lösen sich aber leicht auf Zusatz von ein wenig Alkali. Sie lassen sich durch die Pepsinverdauung in Albumin und einen P-reichen Komplex zerlegen, den man Pseudonukleïn oder Paranukleïn genannt hat. Ein Körper aus dieser Gruppe, das Kaseïn, kommt in der Milch aller Tiere vor. In den Nukleoalbuminen scheint regelmäßig etwas Eisen vorzukommen.

Die transformierten Eiweißstoffe zerfallen in 3 Untergruppen: koagulierte, Albuminate und Verdauungsprodukte. Zu den koagulierten gehören die durch ein Gerinnungsmittel (z. B. Alkohol oder Hitze: gekochtes Eiweiß) gefällten und die sog. spontan geronnenen, wie z. B. das Fibrin; in sehr verdünnten Säuren sind sie stark quellbar, aber kaum löslich, von Alkalilaugen werden sie unter Quellung langsam gelöst. Von den Albuminaten entstehen die Alkalialbuminate aus Eiweißstoffen durch Behandlung mit Aetzalkalien; sie sind in Wasser unlöslich und können durch Säuren aus ihren Lösungen ausgefällt werden. Die Acidalbuminate (Syntonine) entstehen durch Einwirkung verdünnter Säuren auf Albuminstoffe, sind in Wasser gleichfalls unlöslich (weshalb sie beim Neutralisieren ausfallen) und werden durch Einwirkung von Aetzalkalien in Alkalialbuminate übergeführt. Die Verdauungsprodukte: Albumosen und Peptone werden bei der Lehre von der Verdauung ihren Eigenschaften nach besprochen werden.

Den Proteinen nahe stehen die von Miescher zuerst entdeckten und von Kossel näher untersuchten Protamine. Es sind stark basische Substanzen, von reichem N-Gehalt und hohem Molekulargewicht. Sie sind gefunden worden in dem Sperma von Lachs: Salmin, von Makrele: Scombrin, von Hering: Clupein u.s.w. Ebenfalls basische Eiweißstoffe sind die Histone, die gewissermaßen zwischen den Protaminen und den eigentlichen Eiweißstoffen stehen.

Die noch komplizierter zusammengesetzten Eiweißstoffe heißen Proteïde; sie zerfallen beim Kochen mit Mineralsäuren in ein Proteïn und einen anderen organischen Stoff. Dieser ist ein Farbstoff bei den Hämoglobinen, ein Kohlehydrat bei den Glykoproteïden, ein Nuklein (s. S. 26) bei den Nukleoproteïden. Die letzteren finden sich im Protoplasma der Zellen, vor allem aber im Kern, deren Hauptbestandteil sie ausmachen; sie übertreffen daher in zellenreichen drüsigen Organen alle anderen Eiweißkörper

an Menge. Sie sind in Wasser nicht lösliche schwache Säuren, ihre Alkaliverbindungen lösen sich leicht in Wasser; sie können, wie die nativen Proteïne, durch Erhitzen oder Einwirkung schwacher Säuren denaturiert werden. Bei der Pepsinverdauung spalten sie Nuklein ab.

Endlich sind noch die aus den Eiweißkörpern hervorgegangenen, eiweißähnlichen Stoffe oder Albuminoïde anzuführen. Sie sind ein spezifisches Produkt des Tierkörpers, sie können aber in ihm nicht wieder in Eiweiß zurückverwandelt werden. Während die Proteïne und Proteïde die Hauptbestandteile der Zellen bilden, kommen die Albuminoïde nur als Ausscheidungsprodukte der Zellen vor, als Interzellularsubstanzen. Sie bilden die Gerüst- und Decksubstanzen des Körpers. Sie sind daher auch in allen tierischen Flüssigkeiten, in Wasser und Salzlösungen, meist auch in verdünnten Säuren und Alkalien unlöslich. Zu ihnen gehören das Kollagen, der charakteristische Stoff der Gewebe der Bindesubstanzgruppe, Elastin, die chemische Grundlage des elastischen Gewebes und Keratin, die Substanz des Horngewebes. Mit ihnen werden wir uns noch später zu beschäftigen haben.

Die eben befolgte Einteilung der Eiweißkörper hat nur bedingten, vorläufigen Wert, da die Chemie des Eiweißes gegenwärtig noch in voller Entwickelung und Fortbildung begriffen ist.

Zusammensetzung des Blutserums. Das Blutserum ist bald klar oder nur weißlich trübe, bald hell oder dunkel gefärbt; bernsteingelb bis gelbbraun ist das Serum vom Pferde- oder Rindsblut, hellgelb das vom Menschen und ebenso, häufig nur noch mit einem Stich ins Grünliche, das vom Hunde. Zuweilen ist das Blutserum milchig trübe (Serum lacteum) infolge eines reichlichen Gehaltes an feinstem Fettstaub, was meist auf der Höhe der Verdauung, besonders ausgesprochen bei saugenden Kätzchen und Hunden, der Fall ist, häufig auch im Blute an Zuckerkrankheit leidender Individuen und endlich in dem gemästeter Gänse. Man bezeichnet eine solche Vermehrung des Fettgehaltes im Blute als „Lipämie“. Das spezifische Gewicht des Blutserums ist beim Menschen im Mittel 1·028; die Reaktion gegen Lakmus alkalisch, gegen Phenolphthalein neutral; der Geschmack ausgesprochen salzig. Es besteht zu etwa $^9/_{10}$ aus Wasser und nur zu $^1/_{10}$ aus festen Bestandteilen. Von organischen Stoffen finden sich darin Eiweißstoffe zu 7—8 pCt.: einmal Albumin, das die Reaktionen des Hühnereiweißes, auch die Gerinnbarkeit bei 75° zeigt; zweitens Serumglobulin, das man aus dem Serum durch Zusatz des mehrfachen Vol. konz. Magnesiumsulfatlösung ausfällen kann. Nach neueren Untersuchungen stellt wahrscheinlich Albumin, jedenfalls Globulin keine einheitliche Substanz dar; das letztere enthält vielmehr (wenigstens zwei) verschiedene Globuline. Drittens findet sich im Blutserum ein Nukleoproteïd, das vielleicht identisch ist mit dem Thrombin (S. 27). Im allgemeinen überwiegt Albumin im Serum des gut genährten, Globulin in dem des schlecht genährten oder hungernden Tieres. Den Blutserumeiweißstoffen oder daraus sich abspaltenden labilen Verbindungen kommt in gewissem Grade die Fähigkeit zu, Kleinlebewesen (Bakterien) zu töten (bak-

terizide Wirkung) und überhaupt die fremden Zellen zu zerstören. Das Blutserum einer Tierspezies zerstört die Blutkörperchen einer anderen Tierspezies (globulizide Wirkung). Ferner finden sich im Serum Spuren N-haltiger Stoffe, die vom Stoffwechsel der verschiedenen, vom Blut durchströmten Gewebe stammen und die später ausführlicher zu besprechen sein werden, die Abbauprodukte des Eiweißes: Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Karbaminsäure, Paramilchsäure und Hippursäure, Substanzen, die gemeinhin als „Extraktivstoffe" zusammengefaßt werden: auch kleine Mengen von Fett und fettsauren Alkalien (Seifen), Cholesterin und Lecithin., Zucker (0·15 pCt. als Glukose) und endlich ein gelber Farbstoff, Lutein.

Lutein, mit dem Farbstoff des Eidotters wahrscheinlich identisch, gibt bei der Spektraluntersuchung zwei Absorptionsstreifen im Blau. Pferde- und Kälberblutserum enthalten in der Norm Gallenfarbstoff oder Bilirubin.

Die Substanzen des Serums, welche körperfremde Zellarten zerstören, (bakterizide und globulizide), haben als Schutzmittel für den Organismus große Bedeutung. Buchner hat sie daher „Alexine" (Abwehrstoffe von ἀλέξειν) genannt. Halbstündiges Erwärmen des Serums auf 55 ⁰ C hebt diese Schutzwirkung und damit überhaupt die Giftigkeit des Serums für andere Zellarten auf. Andere chemisch noch nicht charakterisierte Körper, die man im Blut gefunden hat, sind die Toxine, Antitoxine, Immunkörper u. s. w. Auch Enzyme (abgesehen vom Thrombin [s. S. 27]) hat man im Blut nachgewiesen: ein diastatisches, welches Stärke und Glykogen in Maltose überführt; ein anderes, welches Maltose in Glukose überführt; ein lipolytisches, welches Neutralfett spaltet. Infolge einer Enzymwirkung ferner nimmt im gelassenen Blut der Zuckergehalt ab (glykolytisches Enzym). Außerdem hat man Stoffe im Blutserum gefunden, „Präzipitine", die ein biologisches Reagens auf verschiedene Eiweißstoffe geben. Spritzt man einem Tier Blut einer anderen Tierart ein, so wird das Blut des so behandelten Tieres derart verändert, daß es dann der injizierten Blutart gegenüber fällende Eigenschaft besitzt (Bordet, Ehrlich). Man kann somit ein Serum gewinnen, welches mit völliger Sicherheit auf das Blut einer bestimmten Tierspezies und zwar nur auf dieses reagiert (Wassermann, Uhlenhut); das hat heut schon wichtige forensische Bedeutung erlangt.

Die anorganischen Salze sind zu etwa 0·9 pCt. im Serum enthalten, darunter überwiegend die Natriumverbindungen und zwar Chlornatrium in bemerkenswerter Uebereinstimmung bei allen Säugetieren zu 0·6 pCt., mit geringen quantitativen Unterschieden, ob mit der Nahrung viel oder wenig Chlornatrium zugeführt wird. Kalisalze finden sich im Serum nur in Spuren (zu etwa 0·02 pCt.). Ferner enthält das Serum Natriumkarbonat Na_2CO_3 und Dinatriumphosphat Na_2HPO_4, letzteres nur bei den Karnivoren (Hund, Katze) in einigermaßen erheblicher Menge, weniger bei den Omnivoren (Mensch, Affe, Schwein). Im Mittel entspricht der Alkaligehalt einer $^1/_4$ $^1/_2$proz. Na_2CO_3-Lösung; er ist bei den Herbivoren durchschnittlich größer als bei den Karnivoren und Omnivoren. $^1/_7$ der Asche des Hunde- und Pferdeblutserums besteht aus Natron. Na_2CO_3 bezw. das schwach alkalisch reagierende zweibasische Na_2HPO_4 bewirken bei der Prüfung mit Lackmus die alkalische

Reaktion. Endlich findet sich im Blutserum etwas Calcium- und Magnesiumphosphat, außerdem Gase, ein wenig Stickstoff und Sauerstoff, sowie reichlich Kohlensäure, die bei der Atmung eine wichtige Rolle spielen. Die molekulare Konzentration des Serums kann gemessen werden durch die Gefrierpunktserniedrigung (s. u. Osmose Kap. 5). Sie beträgt für den Menschen $\Delta = -0{\cdot}526^0$, etwas höher scheint sie bei den übrigen Säugern zu sein, z. B. Pferd $\Delta = -0{\cdot}560^0$. Die mittlere Gefrierpunktserniedrigung des Säugetierblutes entspricht einer Kochsalzlösung von 0·9 pCt.; eine solche wird daher dem Säugetierblut als isotonisch angesehen, „physiologische Kochsalzlösung“.

Nach Zuntz ist die Alkalescenz des Blutes unmittelbar nach dem Aderlaß stärker, als wenige Minuten später oder nach der Gerinnung; mit der Gerinnung geht Wärmebildung einher.

Rote Blutkörperchen. In dem gelb gefärbten Plasma sind, wie dies schon Swammerdamm (1658) beim Frosch, Malpighi (1661) und besonders Leeuwenhoek (1673) bei Menschen und Säugetieren erkannt haben, morphotische Elemente suspendiert, denen das Blut seine rote Farbe verdankt, sie heißen: rote Blutkörperchen. Bei Säugetieren sind es kleine rundliche Scheiben, nur beim Kameel, Lama und Alpacca sind sie elliptisch; ebenso sind sie von elliptischer oder längsovaler Form bei allen übrigen Wirbeltieren: Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische mit Ausnahme der Cyclostomen (Lamprete, Neunauge), bei denen runde Blutkörperchen vorkommen.

Die Blutkörperchen der Tiere sind verschieden groß und dick; es haben die von

Elephant und Faultier	im größten Durchmesser	$^1/_{110}$ bis $^1/_{100}$ mm
Mensch und Affe . . .	„ „ „	$^1/_{125}$ „
Hund und Kaninchen .	„ „ „	$^1/_{140}$ „
Schwein, Rind, Katze	„ „ „	$^1/_{170}$ „
Pferd	„ „ „	$^1/_{180}$ „
Ziege und Meerkatze .	„ „ „	$^1/_{190}$ „
Schaf	„ „ „	$^1/_{260}$ „
Moschustier	„ „ „	$^1/_{400}$ „

Der Dickendurchmesser beträgt beim Menschen etwa $^1/_{500}$ mm. Die Blutkörperchen der Taube sind zweimal so groß (gr. Durchm. $^1/_{70}$, kl. Durchm. $^1/_{150}$ mm), die des Frosches dreimal (gr. Durch. $^1/_{45}$, kl. Durchm. $^1/_{60}$ mm), die des Olm (Proteus anguineus) achtmal so groß als die des Menschen (gr. Durchm. $^1/_{16}$, kl. Durchm. $^1/_{30}$ mm); beim Olm erkennt das unbewaffnete Auge sie schon als feine Pünktchen. Noch größere, überhaupt die größten (gr. Durchm. $^1/_{13}$, kl. Durchm. $^1/_{22}$ mm) besitzt der Aalmolch (Amphiuma tridactylum). Bei der Schleihe (Tinca) und dem Stöhr beträgt der gr. Durchm. $^1/_{75}$, der kl. Durchm. $^1/_{100}$ mm. Die runden Blutkörper der Lamprete (Petromyzon) haben einen Durchmesser von $^1/_{65}$ mm.

Die roten Blutkörperchen, auch Erythrozyten genannt, enthalten bei den Säugetieren keinen Kern, nur beim Fötus sind sie kernhaltig. Die zentrale Schattierung, die man früher für einen Kern gedeutet, ist nur eine einfache Folge der Lichtbrechung, herrührend von der zentralen Einsenkung oder Depression der Scheiben, der sog. „Delle“ der Blutkörperchen. Demensprechend sieht man,

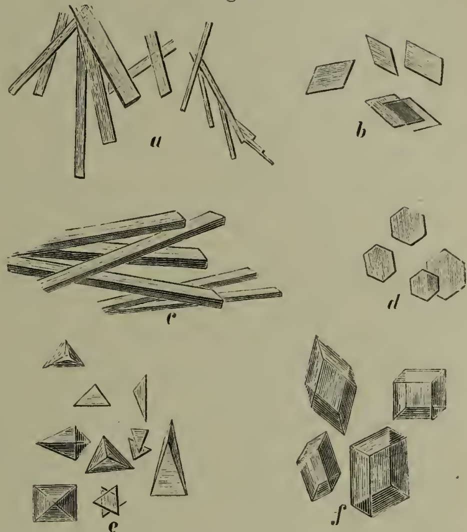
besonders schön, wenn sie unter dem Mikroskop in rollende Bewegung geraten, daß sie eine Biskuitform haben; die Scheiben sind am Rande dicker als in der Mitte, sie sind bikonkav; man nennt diese roten Blutkörperchen wohl richtiger rote Blutscheiben. Die elliptischen Blutkörperchen der Vögel, Amphibien und Fische sind kernhaltig, ebenfalls platt, aber von der Seite gesehen springt beiderseits der Kontur des Kerns deutlich hervor. Die Blutkörperchen besitzen keine Membran, sie zeigen auch nur einen einfachen Begrenzungskontur, und zwar bestehen sie aus einem überaus zarten, einem Schwamme vergleichbaren, an der Peripherie verdichteten hyalinen Gerüst „Stroma", dessen Maschen mit einem rotgefärbten Inhalt erfüllt sind.

Bringt man einen Tropfen Menschenblut unter das Mikroskop, so beobachtet man, daß die Blutkörperchen zu kleineren und größeren Haufen geldrollenähnliche Aggregate bilden „geldrollenähnliche Anordnung"; man sieht sie auch im Hundeblut. Es scheint, daß die Aneinanderreihung auf Flächenadhäsion und Klebrigkeit der Blutkörperchen beruht und nichts mit der Fibrinbildung zu tun hat. Denn man trifft sie auch in dem Blutkörperchenbrei (S. 9) an, der sich bei verhinderter Gerinnung auf dem Boden absetzt. Das Senkungsvermögen ist dadurch bedingt, daß die Blutkörperchen eine größere Dichte, ein spezifisches Gewicht von fast 1·1 haben, während das des Plasmas, in dem sie suspendiert sind, kaum 1·03 beträgt. Die Blutkörperchensubstanz ist außerordentlich elastisch, schlüpfrig, biegsam; stoßen die Blutscheiben, wie man dies im Kapillarkreislauf sieht, auf Hindernisse, so ändern sie vielfach ihre Gestalt, sie biegen sich, verschmälern sich u. s. w., um dann wieder zu ihrer ursprünglichen Form zurückzukehren.

Auf Zusatz von Wasser sieht man die bikonkaven Blutscheiben der Säugetiere kuglig aufquellen, die zentrale Schattierung verschwindet, die Blutkörperchen werden „ausgelaugt": es tritt Wasser von außen ein und dafür Farbstoff in das umspülende Wasser aus, ein Vorgang, den man „Hämolyse" nennt: schließlich verschwinden die Blutkörper bis auf die als schwache Schatten erscheinenden Stromata, die durch Tinktion mit einer dünnen Jod-Jodkaliumlösung deutlicher werden. Durch Zusatz von Kochsalz, Salpeter, Glaubersalz, Zucker und anderen wasserentziehenden Agentien schrumpfen die Blutkörperchen, sie bekommen Spitzen und Zacken auf der ganzen Oberfläche: „Stern- oder Maulbeerform". Von verschiedenen Salzen gibt es je eine Konzentration, in der die roten Blutkörper wie im Blut ihr ursprüngliches Volumen unverändert behalten; diese Lösungen sind „isotonisch" mit dem resp. Blutserum, so z. B. 0·9 pCt. NaCl, 1,6 pCt. KNO_3, 2,5 pCt. Na_2HPO_4. In schwächeren „hypotonischen" Salzlösungen erfolgt durch Wasseraufnahme eine Quellung, in stärkeren „hypertonischen" durch Wasserabgabe eine Schrumpfung der Blutkörperchen. Eine Hämolyse z. T. mit darauf folgender Zerstörung der Blutzellen wird ferner bewirkt durch gewisse Substanzen, die als Protoplasmagifte bekannt sind, wie Aether, Chloroform, Alkalien, Galle oder die neutralen Salze der Gallensäuren, die Saponinsubstanzen; denselben Erfolg haben elektrische Entladungsschläge teils durch Wärmewirkung, teils durch direkte elektrische Wirkung (Rollett, Hermann), auch wiederholtes Gefrieren

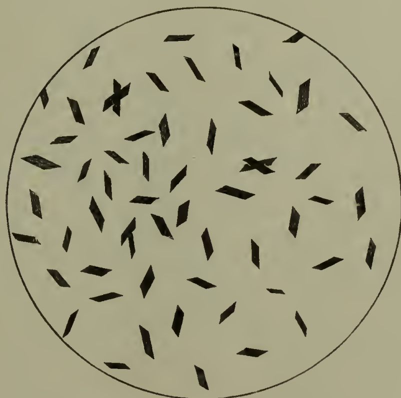
und Wiederauftauen. Hierher gehören schließlich die wie Toxine wirkenden Hämolysine (Gifte von Schlangen, Kröten, Bienen usw.), ferner die im normalen Blute vorkommenden globuliziden Substanzen (S. 16) bei Einwirkung auf fremdes Blut. Auch im zirkulierenden Blut erfolgt die Zerstörung der Blutkörperchen und der Uebertritt des Blutfarbstoffes in das umgebende Plasma, wenn man in das Blut die eben aufgezählten Stoffe in genügender Menge einführt.

Fig. 2.



Hämoglobinkristalle, a und b vom Menschen, c von Katze und Hund, d vom Eichhörnchen, e vom Meerschweinchen, f vom Hamster.

Fig. 3.



Häminkristalle (Vergrößerung 150).

Chemie des Blutfarbstoffs. Das Blut erscheint noch in dünnster Schicht rot, undurchsichtig, weil alles Licht von den körperlichen Elementen, den Blutkörperchen, reflektiert wird; es deckt selbst in dünnster Schicht einen weißen Grund, wovon man sich überzeugt, wenn man defibriniertes Blut über eine Glasplatte fließen und ablaufen läßt: das normale Blut stellt also eine „Deckfarbe" dar. Werden aber die Blutkörperchen mit Wasser oder anderen Hämolysinen (S. 18) behandelt, so daß der Farbstoff aus ihnen austritt und in der Zwischenflüssigkeit gelöst wird, so wird ein großer Teil des Lichtes durchgelassen, und die rote Flüssigkeit erscheint daher bei auffallendem Licht dunkler, bei durchfallendem Licht heller als vorher: aus letzterem Grunde spricht man dann von einer „Aufhellung des Blutes". In dünner Schicht erscheint es nunmehr durchsichtig, transparent; aus einer Deckfarbe ist das Blut nach Rollett eine „Lackfarbe" geworden. Ist die Temperatur niedrig, so tritt bei der Lösung der Blutkörperchen beim Pferde-, Hunde- und Meerschweinchenblut binnen Kurzem eine Ausscheidung schon makroskopisch oder bei schwacher Ver-

größerung erkennbarer, roter Kristalle auf, die aus dem roten Farbstoff bestehen, Hämoglobinkristalle (Fig. 2). Aus Menschen-, Pferde-, Hunde- und Katzenblut erhält man lange vierseitige Prismen, aus Eichhörnchenblut regelmäßig sechsseitige Tafeln, aus Meerschweinchen- und Rattenblut Tetraëder (oder Oktaëder). Diese Kristalle lösen sich schwer in Wasser, dagegen leicht in sehr verdünnten Alkalien. Das Blut vom Menschen, Rind, Kuh, Kalb, Schwein und Kaninchen liefert nur schwierig, nach Gscheidlen leichter, sobald Fäulnis eintritt, Hämoglobinkristalle. Dies alles weist darauf hin, daß das Hämoglobin verschiedener Tiere wohl nahe verwandt, aber möglicherweise nicht identisch ist, sodaß es mehrere verschiedene Hämoglobine gibt (Bohr). Da die Kristalle nach Hoppe-Seyler's Fund stets locker gebundenen Sauerstoff enthalten, eine Tatsache, die, wie wir weiter sehen werden, für den Chemismus der Atmung von fundamentaler Bedeutung ist, so bezeichnet man sie als Oxyhämoglobinkristalle.

Biologisch von großem Interesse ist, daß, wie Marchlewski nachgewiesen hat, der Blutfarbstoff mit dem Chlorophyll nahe verwandt ist, indem beide von derselben Muttersubstanz stammen.

Das Hämoglobin enthält C, H, O, N, S und, was besonders bemerkenswert, in seinem Molekül Eisen in chemischer Bindung, und zwar im Durchschnitt 0·45 pCt. Fe. Nur das unter 0° völlig getrocknete Hämoglobin läßt sich ohne Zersetzung bis auf 100° erwärmen, dagegen erhalten sich seine wäßrigen Lösungen, der Luft frei ausgesetzt, nur bei sehr niederer Temperatur: schon Temperaturen über 0°, noch schneller Wärme bewirkt bei freiem Zutritt von Luft den Zerfall: um so bemerkenswerter ist, daß das Hämoglobin der Fäulnis widersteht. Durch Zusatz von Alkohol, Säuren, Alkalien, Metallsalzen wird es gespalten in einen Eiweißstoff „Globin", durch hohen Kohlenstoffgehalt ausgezeichnet (Schulz), und in den eigentlichen organischen Farbstoff, Hämatin, wenn die Spaltung bei Anwesenheit von Sauerstoff, Hämochromogen oder reduziertes Haematin, wenn die Spaltung bei fehlendem Sauerstoff stattgefunden hat. Das Hämoglobin ist also ein Proteïd (S. 14). Die rote Farbe der Haemoglobinlösung geht bei der Spaltung in ein schmutziges Braun über.

Hämatin $C_{32}H_{32}N_4FeO_4$, zu fast 5 pCt. im Hämoglobin enthalten, läßt sich nur in Form eines blauschwarzen Pulvers darstellen, gibt beim Reiben einen braunen Strich und hinterläßt beim Verbrennen eine Asche, die aus reinem Eisenoxyd besteht. Es ist in Wasser, Alkohol und Aether unlöslich, leicht löslich in Alkalien, schwerer in Eisessig, rauchender Salzsäure und in warmem angesäuerten Alkohol. Seine alkalischen Lösungen zeigen Dichroïsmus: sie erscheinen bei durchfallendem Licht in dickeren Schichten granatrot, in dünnen Schichten olivgrün. Die sauren Lösungen sehen braun aus. Hämatin enthält 8·8 pCt. Fe.

Hämochromogen, von Hoppe-Seyler entdeckt, ist die gefärbte Atomgruppe des Hämoglobins, welche sich mit Gasen (Sauerstoff, Kohlenoxyd) verbindet, und von welcher die charakteristische Lichtabsorption (s. u.) herrührt. Es kann durch Sauer-

stoff rasch zu Hämatin oxydiert, und dieses wieder durch reduzierende Mittel in Hämochromogen zurückverwandelt werden.

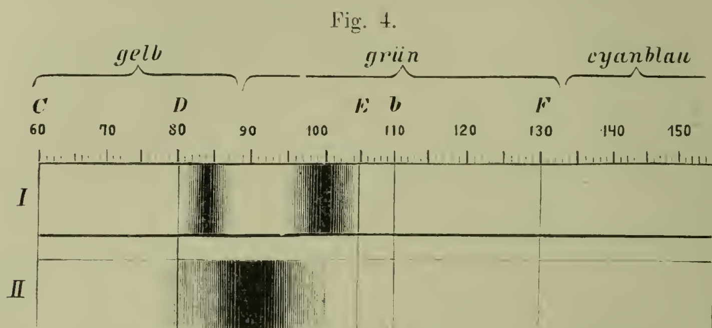
Das sicherste und empfindlichste Mittel zum Nachweis des Blutes überhaupt bildet die Darstellung der von Teichmann (1853) entdeckten Häminkristalle. Das durch Abschaben des Blutflecks erhaltene trockne Pulver mischt man auf dem Objektträger mit einer Spur Kochsalz und versetzt dann reichlich mit Eisessig (wasserfreie Essigsäure), legt ein Deckglas darauf und erhitzt vorsichtig über der Spiritusflamme bis zum Blasenwerfen. Der Rückstand zeigt zahlreiche mikroskopische, erst bei starker Vergrößerung erkennbare, braunrote bis braunschwarze, ziemlich spitze rhombische Plättchen (Fig. 3, S. 19) von Hämin = salzsaures Hämatin, das durch die beim Erhitzen aus Eisessig und Kochsalz frei gewordene Salzsäure entstanden ist. Aus der kleinsten, ältesten Probe Blut, gleichviel auf welchem Stoff der Blutfleck haftet, lassen sich so mikroskopisch Häminkristalle gewinnen. Hämin löst sich leicht in verdünnten Alkalien.

Wo das Blut innerhalb des lebenden Körpers (und bei Luftabschluß) aus einem angerissenen Blutgefäße austritt, „extravasiert", wandelt es sich im Laufe der Zeit zu einem, in kleinen schiefen rhombischen Säulen von gelbroter (fuchsgelber) bis rubinroter Farbe kristallisierenden Körper um, Hämatoidin von Virchow genannt. Dieser Körper ist eisenfrei; er soll mit dem Gallenfarbstoff, Bilirubin $C_{16}H_{18}N_2O_3$, identisch sein.

Das Hämoglobin zeigt nach der Entdeckung von Hoppe-Seyler (1862) und Stokes sehr bemerkenswerte Spektralerscheinungen. Bringt man eine wäßrige Blutlösung so vor das Spektroskop, daß das Licht durch die Blutlösung hindurchgehen muß, bevor es durch den Spalt auf das brechende Prisma fällt, so sieht man, daß alle Lichtarten des Sonnenspektrums mit Ausnahme des Rot kräftig absorbiert werden. Verdünnt man nun die Blutlösung durch Wasserzusatz mehr und mehr, so wird das ganze Spektrum sichtbar, zugleich erkennt man aber zwei dunkle Streifen, zwei schwarze Bänder „Absorptionsstreifen oder -Bänder", und zwar der eine schmälere, scharf abgesetzte im Gelb zunächst der Fraunhofer'schen mit D bezeichneten Natriumlinie und ein breiterer, aber etwas verschwommener Streifen im Grün, in der Nähe der Linie E (Fig. 4, I, S. 22). Eine Lösung, die 0·1 g Hämoglobin auf den Liter Wasser enthält (Verdünnung $^1/_{10000}$), läßt bei einer Dicke der Flüssigkeitsschicht von 1 cm die Absorptionsstreifen noch gut erkennen. Diese Streifen kommen dem Oxyhämoglobin zu, das Sauerstoff locker gebunden enthält; solche Lösungen zeigen, welche Dicke sie auch haben, immer eine hellrote, scharlachrote Farbe. Versetzt man eine Oxyhämoglobinlösung mit reduzierenden Substanzen, z. B. Schwefelammonium oder Stokes'scher Flüssigkeit (ammoniakalische Lösung von weinsaurem Eisenoxydul), die sich auf Kosten des Sauerstoffs oxydieren, so verschwinden beide Streifen, und statt ihrer tritt in der Mitte

der gelbgrünen Spektralzone ein breiter Absorptionsstreifen auf, es rücken gewissermaßen beide Streifen zu einem zusammen (Fig. 4. II). Man nennt diesen Streifen das „Absorptionsband des

Fig. 4.



Absorptionsbänder des Oxyhämoglobins (I) und des reduzierten Hämoglobins (II).

reduzierten Hämoglobins“. Lösungen des reduzierten Hämoglobins sind „dichroitisch“: sie haben in dicker Schicht eine rote Farbe, in dünner Schicht eine grüne. Auch bei der Fäulnis des Blutes unter Luftabschluß (im zugeschmolzenen Glasrohr) kommt diese Reduktion zustande. Hauptsächlich als Oxyhämoglobin kommt das Hämoglobin im arteriellen Blut vor; im venösen findet sich sowohl Oxyhämoglobin als reduziertes Hämoglobin: im Erstickungsblut kommt nur das letztere vor.

Chemie der roten Blutkörperchen. In den feuchten roten Blutkörperchen ist Wasser zu etwa 65 pCt. (genauer zwischen 59 und 64 pCt. bei den verschiedenen Haussäugetieren) enthalten, also relativ wenig im Vergleich mit anderen Geweben und Organen. Von dem etwa 35 pCt. betragenden festen Rückstande sind 34 pCt. organische Stoffe, darunter Hämoglobin zu 30 pCt. Außerdem findet sich darin Lecithin und Cholesterin zusammen zu etwa 1 pCt. Von Aschebestandteilen trifft man darin beim Menschen Kalium (0·4 pCt.) und Phosphorsäure (0·2 pCt.), ferner in geringer Menge Natrium (0·08 pCt.), Chlor und Magnesium an. Bei Pferd, Schwein, Kaninchen findet sich kein Natrium, wohl aber bei Mensch, Rind, Schaf, Ziege, Hund, Katze.

Bei der großen Bedeutung, die dem Hämoglobin, wie später erhellen wird, für den Chemismus der Atmung zukommt, hat die Kenntnis des Hämoglobingehaltes im Blute ein nicht zu unterschätzendes Interesse. Diese Bestimmung läßt sich entweder durch Vergleichung der Farbe des mit gemessenen Wassermengen verdünnten Blutes mit einer Lösung von bestimmtem Gehalt an Hämoglobin (S. 28) oder mit der Färbung eines roten Glaskeiles, der mit einer Hämoglobinlösung geaicht ist (Fleischl's Hämometer), oder endlich durch Feststellung des Eisengehaltes (S. 20) ausführen. Das Blut der Männer enthält nach Otto im Mittel 13·8 pCt., das der Weiber nur 12·6 pCt. Hämoglobin. Das Blut der übrigen

Säugetiere weicht in seinem Gehalt nicht wesentlich von dem des Menschen ab; nur das vom Schaf. Rind und Kaninchen scheint ärmer an Hämoglobin zu sein, die Werte erreichen hier 9—13 pCt. Dagegen enthält das Blut der Vögel (Taube. Ente. Huhn. Gans) nach Müller 15·9—17·6 pCt. Hämoglobin; dieser hohe Hämoglobingehalt steht im Einklang mit der Lebhaftigkeit der Oxydationsprozesse bei den Vögeln. Nach Beobachtungen von Panum, Zuntz und Cohnstein ist der Hämoglobingehalt im Blute der Föten stets kleiner, dagegen im Blute von Neugeborenen häufig größer als bei der Mutter. doch schon in den ersten Tagen nach der Geburt sinkt der Gehalt an Blutfarbstoff, ebenso wie der an festen Stoffen überhaupt sehr erheblich: so fand Subbotin bei jungen noch saugenden Hunden nur 3·5 pCt. Hämoglobin.

Ueber die Zahl der roten Blutkörperchen in einem gegebenen Blutvolumen hat zuerst Vierordt (1852) Untersuchungen angestellt, mit denen die später von Malassez, Thoma u. A. ausgeführten Bestimmungen genügend übereinstimmen. Die Methode besteht im wesentlichen darin, daß ein in ein kalibriertes Kapillarrohr (Potain'schen Mischpipette) bis zu einer bestimmten Marke aufgesogener und dadurch seinem Volumen nach gemessener Blutstropfen ($^1/_{100}$ ccm) durch Nachsaugen in der an das Kapillarrohr angeblasenen bauchigen Erweiterung, die genau 1 ccm faßt, auf das 100fache verdünnt wird. Nachgesogen wird Blutserum oder noch besser eine hypertonische Flüssigkeit (S. 18), die die Blutkörperchen nicht auflöst, vielmehr durch Schrumpfung stärker sichtbar macht, z. B. 3 proz. Kochsalzlösung. Ein Tropfen dieses verdünnten Blutes wird in die trogartig ausgehöhlte Mitte eines Objektträgers (Thoma-Zeiss'sche Zählkammer) gebracht, die bei Abschluß durch das Deckgläschen genau 0·1 mm tief ist. Auf dem Deckgläschen befindet sich eine feine Gitterteilung. wodurch 1 qmm in 400 Quadrate von je 0·05 mm Seite geteilt wird. 4 solcher Quadrate bilden wieder ein Quadrat von 0·1 mm Seite, und der Kubikraum darunter entspricht 0·001 des verdünnten Blutes, was bei der gewählten Verdünnung (auf 100) einem Rauminhalt Blut von 0·00001 cmm darstellt. Man zählt nun unter dem Mikroskop bei 150facher Vergrößerung die in einem solchen Rauminhalt („halbe Bluteinheit" von Gowers) befindlichen Blutkörperchen (im normalen Blut etwa 50) und multipliziert mit 100000, dann hat man die in einem cmm enthaltene Zahl. So findet man im Mittel etwa 5 Millionen Blutkörperchen auf den Kubikmillimeter Blut vom Mann, bei Frauen etwas weniger. nämlich nur 4·5 Millionen. ferner während der Verdauung nach der Hauptmahlzeit weniger. als während des nüchternen Zustandes. Aehnliche Werte hat Stöltzing beim Rind. Hund und Kaninchen erhalten. Je kleiner die Blutkörperchen sind, in desto größerer Zahl scheinen sie vorhanden zu sein: so sind z. B. im Ziegenblut bis 10 Millionen Blutkörperchen im Kubikmillimeter Blut gezählt worden, daher das Gesamtvolumen der Blutkörperchen in einer gegebenen Blutmenge bei den verschiedenen Gruppen der

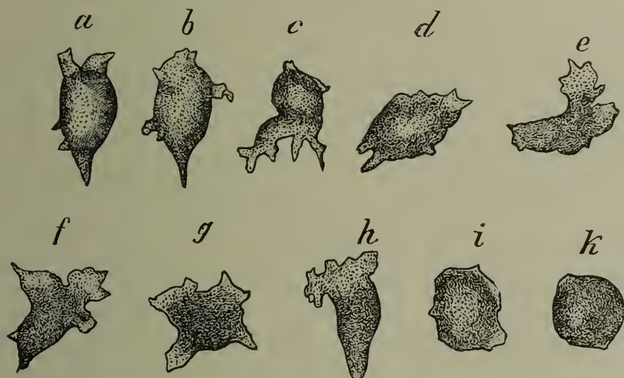
höheren Wirbeltiere nur wenig schwankt. Die Körperchenzahl im Gesamtblute dürfte für den Menschen (bei 5 l Gesamtblut) auf 25, für das Pferd auf rund 100 Billionen zu veranschlagen sein. Innerhalb des ganzen arteriellen Gebietes ist beim Menschen, Hund und Kaninchen die Zahl der Blutkörperchen fast gleich, schwankt dagegen sehr im Blut verschiedener Venen. Ebenso nimmt die Zahl der roten Blutkörperchen nach wiederholten Aderlässen ab, auch ist sie bei Blutarmut (Anämie) und anderen Krankheiten geringer. In frühen Entwicklungsstadien beträgt die Zahl der roten Blutkörperchen nach Zuntz und Cohnstein nur $^1/_2$ bis 1 Million in 1 cmm Blut. Beim Uebergang aus der Ebene in hohes Gebirge findet eine Vermehrung der roten Blutkörperchen statt. Diese ist wenigstens für die ersten Tage des Höhenaufenthaltes nur eine relative; wie sie zu stande kommt, ist zweifelhaft. So könnte infolge des Austritts von Plasma aus den Gefäßen in der Höhe die Blutmenge vermindert werden (Bunge, Abderhalden); dann würde dieselbe Anzahl von Blutkörperchen sich auf eine geringere Flüssigkeitsmenge verteilen, also dadurch größer erscheinen.

Im Verhältnis zu ihrer geringen Masse haben die roten Blutkröperchen eine sehr große Oberfläche; die in 1 cmm enthaltenen 5 Millionen umfassen etwa 640 Quadratmillimeter und die im Gesamtblut des Menschen enthaltenen 25 Billionen mehr als 3800 Quadratmeter. Diese große Oberflächenentwicklung ist für ihre (bei der Atmung zu würdigende) respiratorische Funktion außerordentlich bedeutungsvoll. Da die Gesamtoberfläche der Blutkörperchen um so größer ist, je kleiner die einzelnen Elemente sind, so sind die Warmblüter (Säuger, Vögel) mit ihren kleinen Blutkörperchen in Hinsicht ihrer Tauglichkeit für die Atmung weitaus im Vorteil.

Neben den roten Blutkörperchen machen sich in viel geringerer Zahl die farblosen oder weißen Blutzellen, auch Leukocyten genannt, bemerklich. Sie sind rundliche, von keiner Zellmembran umschlossene, nackte Protoplasmamassen, von zähflüssiger Konsistenz, von etwa $^1/_{200}$, $^1/_{100}$ und $^1/_{80}$ mm im Durchmesser, also die einen kleiner, andere von gleicher Größe, wieder andere weit größer als die roten Blutkörperchen des Menschen, sie sind farblos oder von mattgrauem Aussehen, die spärlicher vorhandenen kleinsten protoplasmaarm und einkernig (Lymphocyten), die mittelgroßen protoplasmareicher mit einem meist unregelmäßig gelappten Kern „polymorphkernig“, die größten mit stark granuliertem Protoplasma und einem, seltener mehreren Kernen. In vielen Fällen enthält das Protoplasma Körnchen „Granulationen“, die sich durch Affinität zu bestimmten Anilinfarben auszeichnen. Vermöge ihrer Klebrigkeit und vermöge ihres geringeren spezifischen Gewichts, wodurch sie von dem schnellsten, dem axialen Teil des Blutstromes nicht so mitgerissen werden, wie die schweren roten Blutkörperchen, findet man sie im strömenden Blute zumeist der Gefäßwand anhaftend (S. 65). Die weißen Blutzellen besitzen, wie zuerst Lieberkühn beobachtet hat, die Fähigkeit ihre Gestalt zu verändern und eigene

Bewegungen auszuführen. Unter dem Mikroskop sieht man (Fig. 5), wie sich an irgend einer Stelle der Oberfläche die Kugelmasse vorwölbt, sodaß ein lappenförmiger Fortsatz, Ausläufer „Pseudopodium“ erscheint, der größer wird, indem immer mehr Protoplasma vom Zentrum nachfließt. Inzwischen kann sich an anderen Stellen durch zentrifugales Nachfließen des Protoplasmas ein zweites, drittes u. s. f. Pseudopodium bilden. Währenddem wird das erste Pseudopodium durch zentripetales Zurückströmen des Protoplasmas eingezogen, sodaß die Oberfläche sich wieder verringert. Ziehen sich alle Pseudopodien ein, so nimmt die Zelle wieder Kugelform (k) an: diese ist der Ausdruck vollkommenster Kontraktion

Fig. 5.



Leukozyt vom Frosch in verschiedenen Bewegungszuständen, nach Engelmann.

(bezw. des Abgestorbenseins). Auch an den Leukocyten der Säugetiere sieht man analoge Bewegungserscheinungen, wenn man sie nach dem Vorgange von M. Schultze auf Bluttemperatur (ca. 40° C.) bringt. Bei einer Reihe niederer Organismen, der sog. Protoplasmatiere, den Amöben, die den weißen Blutzellen ähnlich, nur um das Vielfache größer sind, hat man zuerst ähnliche Protoplasmabewegungen mit Hilfe Ausstoßens und Einziehens von Fortsätzen beobachtet und sie danach benannt (ἀμείβω wechsele, verändere), daher man diese Bewegungen der weißen Blutzellen auch als „amöboid“ bezeichnet.

Tropft man Milch oder Pigmentkügelchen auf das Objektfeld, so sieht man die weißen Blutzellen, analog den Amöben, Fortsätze ausstrecken, welche die Kügelchen ergreifen, und wieder einziehen; so gelangen die Fett- oder Pigmentkügelchen, aber auch Infusorien und Kleinlebewesen (z. B. Milzbrandbazillen) in den Zellenleib der farblosen Blutzellen „Phagocyten“ (Fresszellen).

Die weißen Blutzellen sind ähnlich den in Lymphe, Schleim und Transsudaten vorkommenden Körperchen. In der Lehre von der Entzündung haben sie durch die Entdeckung von Waller und Cohnheim große Bedeutung gewonnen, insofern sie vermöge ihrer amöboiden Bewegungen die Gefäßwand durchsetzen „Diapedese“ und sich an einer Stelle in den Geweben anhäufen:

Eiterkörperchen sind zum Teil ausgewanderte weiße Blutzellen. Sie werden dabei durch chemische Stoffe angezogen (Chemotaxis).

Die Dichte der weißen Blutzellen ist größer als die des Plasmas, aber kleiner als die der roten Blutkörperchen; daher senken sich bei gehemmter Gerinnung die roten Blutkörperchen bis auf den Boden des Auffangegefäßes, und darüber lagert eine schmale graue undurchsichtige Schicht, die fast nur aus weißen Blutzellen besteht (S. 9). In der Regel beträgt diese $^1/_{40}$—$^1/_{50}$ von der Höhe der Blutsäule, ist aber bei allen Zuständen, welche mit Vermehrung der weißen Blutzellen einhergehen, dem entsprechend höher. Die Zählung der farblosen Blutzellen erfolgt nach demselben Prinzip wie die der roten (S. 23), nur daß das frische Blut mit dem 10fachen Volumen einer $^1/_3$proz. Essigsäure verdünnt wird, welche die roten Körperchen zerstört, sodaß die weißen schärfer ins Auge fallen. Nach neueren Zählungen kommt im normalen Blut eine weiße Blutzelle auf 500—1000, im Mittel auf 720 rote Blutkörperchen; 1 cmm Blut enthält rund 7000 Leukocyten, sodaß auf das Gesamtblut etwa 30 Milliarden Leukocyten treffen dürften. Ihre Zahl, bei Frauen geringer als bei Männern, wird auf der Höhe der Verdauung größer „Verdauungsleukocytose" und im nüchternen Zustande kleiner, zeigt also eine sog. tägliche Periode in Abhängigkeit von der Nahrungaufnahme. Unmittelbar nachdem das Blut aus der Ader gelassen ist, vollzieht sich, zumal bei mittleren und höheren Temperaturen, bei Berührung des Blutes mit Fremdkörpern (Auffangegefäß, Staub [S. 12]) der Zerfall der weißen Blutzellen, besonders der mittelgroßen und größten (Plasmoschise), und der Austritt von Bestandteilen aus dem Zelleib in das Plasma, die sich an dem Gerinnungsprozeß wesentlich beteiligen (S. 27).

Bei den Wirbellosen bestehen die morphotischen Elemente des Blutes ausschließlich aus farblosen Blutzellen; sie sind größer als bei den Wirbeltieren. Höchst wahrscheinlich enthalten sie, wie die Protoplasmen, neben Wasser: Eiweißstoffe, etwas Fett (Lecithin), Kohlehydrate (Glykogen) und Salze. Auch Säuren (Milchsäure), wahrscheinlich von der Zersetzung der Kohlehydrate herrührend, sind darin gefunden worden.

Aus Eiterzellen ist von Miescher, und zwar aus der Kernsubstanz (nucleus), neuerdings auch aus Leukocyten, ein Stoff dargestellt worden, das Nukleïn, das außer C, H, O, N, S auch noch Phosphor, und diesen in beträchtlicher Menge (gegen 5 pCt. und darüber) enthält. In verdünnten Aetz- und kohlensauren Alkalien löslich, wird das Nukleïn daraus durch Säuren oder Alkohol niedergeschlagen. Durch Alkalilauge werden die Nukleïne in Eiweiß und Nukleïnsäure zerlegt; da es verschiedene Nukleïnsäuren gibt, gibt es auch verschiedene Nukleïne. Die Spaltungsprodukte der Nukleinsäuren sind Phosphorsäure und die sog. Nukleïnbasen (Xanthin, Hypoxanthin, Guanin, Adenin). Nukleïne entstehen als Spaltprodukte bei der peptischen Verdauung der als Nukleoproteïde, aber nicht der als Nukleoalbumine (S. 14) bezeichneten Eiweißgruppen; die farblosen Blutzellen enthalten ursprünglich Nukleoproteïd, aus dem sich beim Zerfall der Zellen Nukleïn abspaltet.

Einen dritten morphotischen Bestandteil des Blutes haben Hayem (1877) und Bizzozero beschrieben, die sog. Blutplättchen, blasse klebrige ellipsoide oder scheibenförmige Körperchen, etwa 2—3 mal kleiner als die Erythrocyten; sie sind äußerst vergänglich, ändern, aus dem Kreislauf entfernt, sehr bald ihre Gestalt, schrumpfen, zerfallen in kleinere Partikel und lösen sich schließlich ganz auf. Im geronnenen Blute werden sie, in größerer Zahl mit einander verklebt, gleichsam als Gerinnungzentren zwischen den Fibrinfäden gefunden. Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß sie selbständige Gebilde sind, den vollen Wert von Zellen haben, aus Kern und Protoplasma bestehen und amöboider Bewegung fähig sind. Ihre Bedeutung ist noch streitig. An ihren typischen Zerfall soll die Gerinnung geknüpft sein (Bürker).

Chemischer Prozeß der Fibringerinnung. Da das Blutplasma flüssig ist, kann es nicht schon Fibrin enthalten, sondern nur gewissermaßen die Muttersubstanz des Fibrins, einen löslichen Stoff, aus dem sich Fibrin bilden kann, und diesen Stoff hat Alexander Schmidt (1861), der sich um die Frage der Blutgerinnung wesentliche Verdienste erworben hat, Fibrinogen genannt. Diese Globulinsubstanz, aus dem Plasma durch Zusatz des mehrfachen Vol. konz. Magnesiumsulfatlösung ausfällbar, ist unlöslich in Wasser und in konzentrierten Salzlösungen, löslich in 5—10 proz. Kochsalzlösung, ebenso in sehr verdünnten Aetz- und kohlensauren Alkalien. Solche Fibrinogenlösungen gerinnen bald schneller, bald langsamer, sobald man ihnen einen Tropfen frischen oder defibrinierten Blutes oder einige Tropfen der aus frisch geronnenem Blute ausgepreßten Flüssigkeit hinzufügt. Diese spontane Gerinnung ist als ein Gärungs- oder Fermentprozeß (vergl. Verdauung) anzusehen und wird durch einen Gärungserreger oder ein Ferment (Enzym) vermittelt: das „Fibrinferment oder Thrombin“, das beim Zerfall der Leukozyten sich aus einer unwirksamen Vorstufe, „Prothrombin“, bildet, wofern das aus der Ader gelassene Blut nicht rasch abgekühlt und auf 0° erhalten wird (S. 8, 26). Hammarsten hat zuerst dargetan, daß Kalksalze die Gerinnung beschleunigen; Arthus und Pagès haben dann bewiesen, daß außer Fibrinogen und Fibrinferment noch lösliche Kalksalze für die Gerinnung des Blutes oder Plasmas notwendig sind. Fällt man die Kalksalze in dem aus der Ader fließenden Blut durch Zusatz von Natriumoxalat ($^1/_4$ pCt.), Fluornatrium oder Seifen (fettsaure Alkalien) aus, so ist das Blut unfähig zu gerinnen; dagegen tritt binnen Kurzem typische Gerinnung ein, wenn man zu dem so flüssig erhaltenen Blut ein wenig Chlorcalciumlösung hinzusetzt. Pekelharing und Griesbach haben es höchst wahrscheinlich gemacht, daß das beim Zerfall von Leukozyten sich abspaltende Nukleïn (S. 26) aus Fibrinogen eine Substanz erzeugt, die an sich nicht gerinnt, dagegen auf Zusatz von Kalksalzen typisches Fibrin liefert.

Quantitative Zusammensetzung des Blutes. Das Blut besteht zu $^1/_3$ bis fast $^1/_2$ seines Gewichtes aus Blutkörperchen.

also zu $^2/_3$ bis $^1/_2$ aus Plasma. Die Analysen des Pferde- und Hundeblutes von Hoppe-Seyler, Abderhalden, die des Rinderblutes von Bunge, die des Menschenblutes von Schmidt haben folgendes ergeben:

In 100 Theilen Blut	Mensch (Mann)	Hund	Pferd	Rind
Blutkörperchen	51·3	44·3	39·8	32·6
Feste Stoffe . . .	16·3	16·5	15·4	13·3
Wasser	34·9	27·7	24·4	19·3
Serum	48·7	57·7	60·2	67·5
Feste Stoffe . . .	4·8	4·3	5·1	5·8
Wasser	43·9	51·4	55·1	61·6

100 Teile Plasma vom Pferdeblut enthalten:

Wasser	90·8
Feste Stoffe	9·2
Fibrinogen	0·4
Eiweiß	7·5
Fett	0·1
Extraktivstoffe	0·4
Salze	0·8

Becquerel und Rodier fanden, als Mittel aus 19 (nach Hoppe-Seyler umgerechneten) Analysen für das Menschenblut:

In 100 Teilen	Männer	Weiber
Wasser	77·8	79·0
Feste Stoffe	22·2	21·0
Fibrin	0·2	0·2
Hämoglobin	13·8	12·6
Eiweißstoffe	7·2	7·2
Fett	0·1	0·1
Extraktivstoffe und Salze .	0·9	0·9

Absolute Blutmenge der Tiere. Die Blutmenge, die in einem Tiere enthalten ist, läßt sich nach Welcker's Vorgang ziemlich scharf ermitteln dadurch, daß man zunächst das aus den großen Blutgefäßen ausfließende Blut auffängt, dann die einzelnen Organe fein zerhackt und so lange mit Wasser oder mit 0·9 proz. Kochsalzlösung auslaugt, als diese noch rote Färbung annehmen, die gesamte Blutmenge inkl. der wäßrigen Auszüge vereinigt; und nun durch Farbenvergleich, ähnlich wie bei der Bestimmung des Hämoglobingehaltes (S. 22), ausprobt, wieviel Wasser zu 1 ccm des originären, zuerst ausgeflossenen Blutes zugesetzt werden muß, um Gleichheit der Färbung mit der Gesamtmischung von Blut und Waschwässern zu

erreichen. Um die Vergleichung mit einer gleich dicken Flüssigkeitsschicht ausführen zu können, bedient man sich der von Hoppe-Seyler angegebenen „Hämatinometer“, planparalleler Glasgefäße, die ein inneres Lumen von 1 cm haben. Durch Division des Gesamtvolumens mit dem Volumen der durch Wasserzusatz gleich stark gefärbten Probemischung erhält man die Gesamtblutmenge. Bei der Reduktion des Blutgewichts auf das Körpergewicht ist von letzterem der Inhalt des Darmkanals als wechselnder Faktor in Abzug zu bringen. Solche Bestimmungen sind von Welcker, Heidenhain, Panum u. a. ausgeführt worden und haben folgende Mittelwerte ergeben: es beträgt die Blutmenge beim Menschen und Hunde $^1/_{13}$, bei der Katze $^1/_{14}$, beim Pferd $^1/_{15}$, beim Kaninchen und Meerschweinchen $^1/_{19}$, bei der Taube $^1/_{16}$, beim Huhn $^1/_{12}$, beim Frosch $^1/_{17}$ des Körpergewichtes. Beim Neugeborenen hängt der Blutgehalt davon ab, ob die Abnabelung früh oder spät erfolgt. Bei einem neugeborenen Kinde fand Welcker nur $^1/_{19}$, Steinberg bei ganz jungen Hunden und Katzen nur $^1/_{17}$ bis $^1/_{18}$ des Körpergewichtes an Blut. In der späteren Zeit der Trächtigkeit steigt bei Hunden die Blutmenge des Muttertieres auf über $^1/_{10}$ des Körpergewichtes an. Im Hungerzustande nimmt die Blutmenge nur langsam ab.

Von theoretischer wie praktischer Wichtigkeit ist die Veränderung des Blutes durch Blutverluste. Bei einem nicht unerheblichen Aderlaß zeigen schon die zuletzt ausfließenden Blutportionen eine andere Zusammensetzung als die zuerst entnommenen. Durch den Aderlaß nimmt der Gehalt des rückständigen Blutes an roten Blutkörperchen um so mehr ab, sein Gehalt an Wasser um so mehr zu, je größer die Menge des aus der Ader gelassenen Blutes gewesen ist. Verhältnismäßig schnell wird bei sonst gesunden Menschen und Tieren und bei guter Ernährung ein selbst erheblicher Blutverlust ersetzt. Tolmatscheff hat einem Hunde von 11·5 kg innerhalb 71 Tagen und zwar in Zwischenräumen von 10—18 Tagen soviel Blut entzogen, als seine Blutmenge zu Anfang des Versuches betragen haben konnte, nämlich 0·87 kg $=$ $^1/_{13}$ des Körpergewichtes. Ja, das Körpergewicht und der Hämoglobingehalt des Blutes stieg in den Intervallen zwischen den ersten 3—4 Aderlässen noch an, obwohl die Nahrung dieselbe blieb. Daraus geht hervor, daß der Hund in 71 Tagen ziemlich so viel Blutkörperchen neugebildet hat, als er überhaupt davon besessen hatte. Nach Entziehung von $^1/_7$ des Gesamtblutes von Hunden fand Buntzen schon nach 7 Tagen, nach Entziehung von $^4/_7$ des Gesamtblutes erst nach 34 Tagen die Blutkörperchen wieder vollzählig. Pferden will man ohne Nachteil innerhalb 8 Tagen bis zu 20 kg Blut entzogen haben.

Auf Grund zahlreicher Erfahrungen scheint es festzustehen, daß die Transfusion, die Ueberleitung des defibrinierten Blutes von einem Individuum in die Venen oder Arterien eines anderen derselben Art (Species) bei Menschen oder Tieren, die durch erschöpfende Blutverluste aufs Aeußerste heruntergekommen sind, lebensrettend wirken kann. Die übergeleiteten roten Blutkörperchen bleiben auch in der neuen Blutbahn funktionsfähig. Milne-Edwards und Landois haben auch gezeigt, daß dasselbe der Fall ist, wenn man Blut von einem Tier einem anderen von derselben Gattung, aber einer an-

deren Art in die Adern überleitet; so können Pferd und Esel, Hund und Fuchs, Hase und Kaninchen, nach Friedenthal auch Mensch und anthropomorphe Affen (Schimpanse) ihr Blut ohne Nachteil bei reichlicher Transfusion gegen einander austauschen. Dagegen kann das Blut von einem Tiere, z. B. Kaninchen oder Schaf, das Blut einer anderen Gattung, z. B. Hund, nicht nur nicht ersetzen, vielmehr zerfällt es innerhalb der neuen Blutbahn infolge der globuliziden Wirkung (der Eiweißstoffe) des Serum (S. 16). Es wird also fremdes Blut in den Adern eines Tieres stets zerlegt, sobald es nicht von derselben oder einer sehr nahe stehenden Art herrührt, und dieser Zerfall der Blutkörperchen gibt zu einer Reihe von funktionellen Störungen Veranlassung (Ausscheidung von Blut- und Gallenfarbstoff durch den Harn, Atmungsbeschwerden u. A.), die um so erheblicher sind, ja das Leben des Tieres bedrohen können, je größer die Quantität des eingeführten fremden Blutes war.

2. Die Bewegung oder Zirkulation des Blutes.

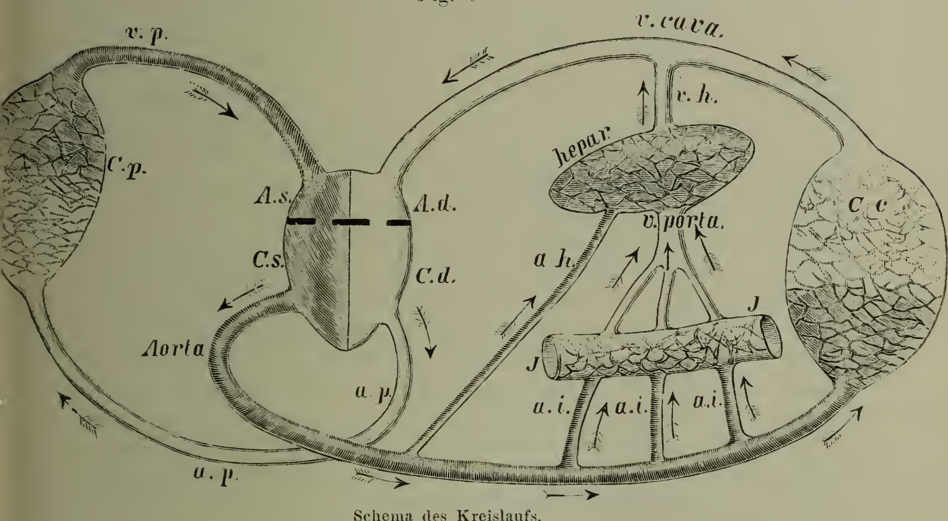
Das Blut als Träger aller für den Stoffwechsel und die Ernährung der Gewebe erforderlichen Stoffe muß, um dieser Aufgabe zu genügen, innerhalb des Röhrensystems, in dem es, gegen die Gewebe allseitig abgegrenzt, eingeschlossen ist, zu allen Organen gelangen können. Es muß also eine stetige Bewegung des Blutes unterhalten werden, und diese wird ermöglicht durch ein Pumpwerk, das Herz. Von einem sehr frühen Zeitpunkt der Fötalperiode der Tiere, beim Menschen etwa von der dritten Woche, beim Hühnchen schon vom 3. Tage ab, bis zum Lebensende geht die Tätigkeit dieses Pumpwerkes stetig und unablässig vor sich. Das gesamte Röhrensystem der Blutgefäße nimmt vom Herzen als dem Zentrum der Blutbewegung seinen Ausgang und kehrt eben dahin wieder zurück. Die Blutgefäße bilden demnach ein in sich zurücklaufendes, geschlossenes sog. kommunizierendes Röhrensystem. Vom Herzen wird das Blut durch Gefäße, Arterien genannt, nach der Peripherie geleitet und kehrt von dort durch andere Gefäße, die Venen, wieder zum Herzen zurück: stets erfolgt die Bewegung des Blutes in derselben Richtung vom Herzen nach den Arterien und von den Venen wieder zum Herzen zurück. Zwischen die Endausbreitungen der Arterien und die Anfänge der Venen ist ein Netz feinster, nur mikroskopisch erkennbarer Röhrchen eingeschaltet, das sog. Kapillarsystem. Die Entdeckung des Blutkreislaufes (Fig. 6), wie man diese Form der Bewegung nennt, ist das große Verdienst William Harvey's (1628).

Mechanik des Herzens.

Das Herz besteht bei Säugetieren und Vögeln aus vier Höhlen, zwei Vorkammern, Atrien, und zwei Kammern, Ventrikeln, bei den Amphibien aus zwei Vorkammern und einer Kammer, bei den Fischen aus einer Vorkammer, einer Kammer (und einer aus dieser entspringenden Aortenanschwellung). Man unterscheidet die beiden

Vorkammern als die rechte und die linke und ebenso die beiden Kammern. Es stehen mit einander in direkter Verbindung nur die rechte Vorkammer mit der rechten Kammer und ebenso die linke Vorkammer mit der linken Kammer durch große Oeffnungen, die Ostia venosa. Bei den Säugetieren ist, entsprechend der Trennung des Herzens in eine linke und eine rechte Hälfte, auch der Kreislauf gewissermaßen in zwei Hälften zerlegt: in den größeren oder Körperkreislauf und in den kleineren oder Lungenkreislauf (Fig. 6). Von der linken Herzkammer (C. s.) ausgehend, tragen die Arterien, die Aorta und deren Verzweigungen, das Blut nach dem gesamten Körper (C. c.) (die Lungen ausgenommen); durch ein Venenpaar, die Hohlvenen (v. cava), kehrt das Körperblut zur

Fig. 6.



Schema des Kreislaufs.

rechten Vorkammer (A. d.) zurück. Von dieser gelangt es in die rechte Kammer (C. d.), wird von da durch die Lungenarterie (A. p.) in die Lungen getrieben, durchsetzt dort das Kapillarnetz (C. p.) und kehrt durch die Lungenvenen (v. p.) zum linken Vorhof (A. s.) zurück, um von dort durch die linke Kammer (C. s.) wieder in den Körperkreislauf getrieben zu werden. So werden gewissermaßen die beiden zwischen ihren Enden noch offenen Halbringe des Kreises durch das Herz zu einem Ring geschlossen, sodaß es streng genommen nur einen einzigen Blutkreislauf gibt. Jedes Blutteilchen, das aus dem Körperkreislauf zum Herzen zurückkehrt, muß, bevor es von neuem in den Körperkreislauf gelangt, die Lungen passieren. Man kann daher auch den Lungenkreislauf als zwischen Ende und Anfang des Körperkreislaufes eingeschaltet auffassen.

Der Körperkreislauf besitzt noch gewissermaßen eine Nebenschließung in Form des sog. Pfortaderkreislaufes. Die den Magen, Darm und die Milz

versorgenden Arterien, a. i. Fig. 6, (Art. coeliaca, mesenterica sup. und inf.) bilden Kapillaren (in der Fig. 6 auf dem Segment des Darmes J angedeutet), aus denen drei Venenstämme hervorgehen, die Vv. mesenterica sup. und inf., sowie die V. lienalis, welche sich zur V. portae sammeln. Diese löst sich, vereint mit der Art. hepatica (a. h.), in der Leber (hepar) von neuem in ein Kapillarsystem auf, aus dem die Vv. hepaticae (v. h.) hervorgehen, die in die V. cava inf. einmünden.

Bau des Herzens. Die Kammern und die Vorkammern haben je eine Wand gemeinsam, nämlich die, mit welcher sie aneinanderstoßen, das Septum, die Scheidewand zwischen den Kammern resp. Vorkammern. In der Kammer hat die Scheidewand einen gewölbten Verlauf, sie kehrt ihre Konvexität der rechten und ihre Konkavität der linken Herzkammer zu, daher auf einem der Herzbasis parallel geführten Querschnitt die linke Kammerhöhle eine mehr runde oder elliptische, die rechte eine mondsichelförmige Gestalt besitzt. Die Wand der rechten Kammer ist höchstens halb so dick als die der linken Kammer; noch viel dünner als die der rechten Kammer ist die Wand der Vorkammern. Das Herz ist ein muskulöses Hohlorgan, seine Wandungen werden von (eigenartigen) quergestreiften Muskelfasern gebildet. Wie jedem anderen Muskel kommt dem Herzmuskel Kontraktilität zu, d. h. das Vermögen, sich auf gewisse Einwirkungen zu verkürzen und zwar mäßig schnell und in der ganzen Zahl seiner Muskelfasern.

Die Muskelfasern des Herzens haben die Eigentümlichkeit, daß die sie zusammensetzenden Fäden viel schmäler sind und eine dichtere Querstreifung zeigen als die sonst vorkommenden, daß sie des Sarkolemms, der elastischen röhrenförmigen Hülle, die den kontraktilen Inhalt umschließt, entbehren, daß ferner die länglich-ovalen Muskelkerne ziemlich in gleichen Abständen und in der Mitte der kontraktilen Substanz liegen und endlich die Muskelfäden sich vielfach **Y**förmig teilen und miteinander anastomosieren. Mit Rücksicht auf ihre Struktur: Reichtum an Zwischensubstanz (Sarkoplasma), Form und Anordnung der Muskelsäulchen (Fibrillenbündel) und die zentrale Lage der Kerne zeigen die Herzmuskelzellen Aehnlichkeit mit Entwicklungsstadien quergestreifter (vielkerniger) Muskelfasern, sie haben in gewissem Sinne einen embryonalen Charakter behalten. Nach neueren Untersuchungen (v. Ebner) gibt es im Herzen der Säugetiere überhaupt keine abgegrenzten Zellterritorien; die Muskelfibrillen laufen vielmehr durch die angeblichen Zellgrenzen hindurch und bilden durch allseitige Anastomosen ein Continuum. Danach würde es sich hier um eine echte Plexusbildung der Fibrillen handeln. Die „Kittstreifen", die man als Zellgrenzen ansah, sollen nach M. Heidenhain gleichsam wie Schaltstücke an den Schnittpunkten der Plexus sitzen, und die Umschaltung der Fibrillenzüge oder die Zusammenfassung von Teilästen besorgen. — Die durch ein bindegewebiges Gerüst zusammengehaltenen Muskelfasern sind nach der Herzbeutel- bezw. Herzinnenhöhle mit einer bindegewebig-elastischen Membran und darüber mit einer einfachen Schicht von Plattenepithel bekleidet (Epikard bezw. Endokard).

Das Herz der Säugetiere enthält zwei Systeme von Muskelfasern, eins für die Vorkammern und eins für die Kammern, beide von ein-

ander durch die Faserringe (annuli fibrosi), welche die Ostia venosa umgeben, getrennt. Doch gehen nach Gaskell und Kent Muskelbrücken von den Vorhöfen zu den Ventrikeln „Blockfasern“; an der Hinterwand neben dem Septum und nur dort läßt sich nach neueren Untersuchungen (His, Retzer) in der Tat ein solches Brückenbündel nachweisen. Im Faserring des linken Herzens finden sich beim Pferd Knorpel, bei den Wiederkäuern sogar Verknöcherungen. Die Muskulatur der Vorkammern ist im allgemeinen in zwei Schichten angeordnet, deren Fasern sich rechtwinklig kreuzen, einer äußeren, dem Faserring fast parallel laufenden und zum Teil in Schleifenform beide Vorkammern gemeinsam umkreisenden und einer inneren senkrecht darauf stehenden, bogenförmig nach oben verlaufenden, die also gewissermaßen das Dach der Vorkammern bilden hilft. Außerdem setzt sich die Muskulatur an den Einmündungstellen der großen Venen (Hohlvenen und Lungenvenen) eine Strecke weit auf die Venenstämme fort. Die Muskulatur der Ventrikel bilden hauptsächlich kreisförmige Fasern, die sich in allen Richtungen kreuzen und zum Teil ebenfalls beide Ventrikel gemeinsam umziehen. Der linke Ventrikel allein hat eine selbständige Muskulatur: die des rechten ist zum Teil dem linken entlehnt.

Man kann nach C. Ludwig hier zwei Hauptsysteme von Muskelfasern unterscheiden: die eine Fasergruppe vom äußeren Rand eines Faserringes ausgehend verläuft zunächst auf der Oberfläche bis hinunter zur Herzspitze, biegt hier um, gelangt zur Innenfläche und steigt nun in den Fleischbalken empor bis zum inneren Rand des Faserringes, sodaß Anfang und Ende mehr oder weniger diametral gegenüberliegen. Hier kommt noch die Abweichung vor, daß ein Teil dieser Fasern da, wo sie umbiegen und sich durch die Dicke der Herzspitze einwärts wenden, eine kurze Schleife bilden (Wirbel der Herzspitze) und dann an der Innenfläche in den Papillarmuskeln enden, sodaß der Innenschenkel dieser Fasern nur etwa halb so lang ist, als der Außenschenkel. Zwischen dem äußeren und inneren Schenkel dieser sog. Hauptmuskulatur liegt die Nebenmuskulatur; sie verläuft in einer Doppelschleife, in sog. Achtertouren herum, sodaß Ursprung uud Ende auf der Außenfläche des Herzens einander sehr nahe liegen. Ziehen diese einander mannigfach durchkreuzenden und die Herzwand nach allen Richtungen hin umschnürenden Fasern sich gleichzeitig zusammen, so wird dadurch der Hohlraum des Herzens verengt, unter Umständen fast zum Verschwinden gebracht.

Herzschlag. Da auch das ausgeschnittene Froschherz günstigen Falls mehrere Tage lang fortschlägt, muß es die Ursache zu seiner Tätigkeit in sich selbst tragen. Die Natur des Reizes, der diese Ursache abgibt und offenbar von den normalen Lebensbedingungen geliefert wird, steht noch dahin; wahrscheinlich sind es bei der Tätigkeit gebildete chemische Stoffe (Stoffwechselprodukte). Es ist noch nicht ganz entschieden, ob der Herzmuskel direkt durch den normalen Reiz erregt wird oder durch Vermittlung der darin gelegenen nervösen Vorrichtungen (Nervenzellen); wir kommen später auf diese Frage noch zurück. Am freigelegten Froschherzen sieht man zuerst die Enden der Hohlvenen (Sinus),

dann die Vorkammern, zuletzt die Kammer sich zusammenziehen, es folgt eine kurze Pause, während deren alle Herzteile erschlafft, in Ruhe sind und mit Blut gefüllt werden, dann beginnt wieder die Kontraktion der Hohlvenen, der Vorkammern, hernach der Kammer, auf die eine Pause folgt, und so spielt sich der Vorgang kontinuierlich in derselben Reihenfolge ab. Der Akt der Zusammenziehung heißt Systole; er gibt sich kund durch die dabei eintretende Verkleinerung des Volumens und das Erblassen des betreffenden, während der voraufgegangenen Erschlaffung, der Diastole, strotzend gefüllten Herzabschnittes. Die Systole der Atrien beginnt an den Einmündungstellen der großen Venen, pflanzt sich von da mäßig schnell, bis zur Atrioventrikulargrenze fort „Kontraktionswelle", und von hier durch verbindende Muskelzüge „Blockfasern" (S. 33) auf die Ventrikel. Mit der Systole der Kammern beginnt fast gleichzeitig die Diastole der Vorkammern und dauert so lange, daß ihr Ende noch mit dem Anfang der unmittelbar folgenden Kammerdiastole zusammenfällt, und diesen kurzen Zeitabschnitt, wo sowohl Vorkammern als Kammern in Ruhe sind, nennt man die Herzpause, die mit Beginn der neuen Vorkammersystole endigt. Den einmaligen Ablauf von Systole der Venenenden, der Vorkammern, der Herzkammern und der Pause bezeichnet man als Herzschlag oder Pulsation. An beiden Vorkammern gehen ebenso wie an beiden Kammern die Erscheinungen stets gleichzeitig, synchronisch vor sich; es kontrahieren sich also gleichzeitig beide Vorkammern bezw. beide Kammern und ebenso gehen beide gleichzeitig in Erschlaffung über. Dagegen erfolgt die Tätigkeit der Vorkammern und der Kammern abwechselnd, alternierend (vergl. Fig. 7, S. 36). Die Ordnung, in der die verschiedenen Zustände an den einzelnen Herzabteilungen folgen, nennt man den Rhythmus der Herztätigkeit.

Erst kurz vor dem definitiven Erlöschen der Herztätigkeit (unmittelbar vor dem Tode) hört der Rhythmus auf: es erfolgen häufig mehrere Vorkammersystolen, denen sich nur hin und wieder eine, nicht selten unvollständige Kammersystole anschliesst. Die rechte Vorkammer schlägt länger als die linke, am längsten ihr Anhang, das rechte Herzrohr, das daher auch als das zuletzt sterbende (ultimum moriens) bezeichnet wird. Der Vorkammerkontraktion sieht man am absterbenden Herzen häufig die Kontraktion der großen Venenenden vorauseilen. Diese und andere, bei der Reizung des 10. Hirnnervenpaares auftretende Erscheinungen (bei Vorkammerstillstand noch Kontraktion der Hohlvenenenden) sprechen zu Gunsten der Anschauung von Engelmann, daß die rhythmischen Impulse von den großen Venenstämmen ausgehen. Bemerkenswert ist endlich die große Lebenszähigkeit des embryonalen Säugetierherzens, das noch Stunden lang nach Herausnahme aus dem Muttertier rhythmisch fortschlagen kann (Bischoff u. a.).

Die Systole entspricht einer einfachen nur zeitlich verlängerten Muskelzuckung. Das läßt sich mit Sicherheit an dem „Aktionstrom" (s. u. „die elektrischen Erscheinungen am Muskel") bei der Systole nachweisen. Auch am lebenden Menschen kann man mit Hülfe des Kapillarelektrometers die Aktion-

ströme beobachten. Es ergibt sich dabei nach Einthoven, daß die Kontraktion der Kammer an der Basis beginnt und sich von dort nach der Spitze fortpflanzt; nachdem dann die Kammer eine kurze Zeit in allen ihren Teilen gleichmäßig kontrahiert ist, hört die Kontraktion früher an der Spitze als an der Basis auf.

Die Herzmuskelfasern zeigen gegenüber den Skelettmuskelfasern folgende Eigentümlichkeiten: 1. Jeder Reiz, sofern er überhaupt wirksam ist, ruft maximale Zuckung hervor, „Alles- oder Nichts-Gesetz" (Bowditch). Minimale Reize sind also zugleich maximale. 2. Die Fasern ermangeln der Fähigkeit, in Dauerkontraktion, Tetanus, zu geraten (Kronecker); auch auf schnell einander folgende elektrische Reize (Induktionschläge) erfolgen noch rhythmisch einzelne Zuckungen, die schließlich unregelmäßig und ungeordnet werden (Wühlen und Wogen). 3. Der Herzmuskel ist während seiner Kontraktion vom Beginn bis zum Maximum der Verkürzung unerregbar „refraktär" (Marey, Kronecker); ein in dieser Phase angebrachter Reiz (z. B. einzelner Induktionschlag) bleibt wirkungslos (Fig. 8, S. 37, Kurve 1). 4. Mit der Diastole kehrt auch allmählich wieder die Erregbarkeit zurück. Auf einen hier angebrachten Reiz entsteht eine „Extrakontraktion", die ceteris paribus um so größer ist, je später in der Diastole der Reiz trifft. Im letzteren Falle ist die auf die Extrakontraktion folgende Pause bis zum Beginn der nächsten selbständigen Kontraktion länger „kompensatorische Pause", als die gewöhnliche Pause zwischen zwei selbständigen Systolen (Fig. 8, S. 37, Kurve 2 und 3; Extrasystole e, kompensatorische Pause c p). 5. Reizt man den Herzmuskel mit rhythmischen Einzelreizen, so ist im Anfang innerhalb einer gewissen Zahl jede folgende Zuckung etwas höher als die vorhergehende, so daß bei bloßer Verzeichnung der Zuckungshöhen die Spitzen derselben wie in einer Treppe ansteigen (Bowditchsche Treppe). 6. Der Herzmuskel besitzt die Neigung, mechanische, chemische, galvanische Dauerreize mit rhythmischen Pulsationen zu beantworten (Rhythmizität).

Die „kompensatorische Pause" ist nur ein Spezialfall des allgemeinen Gesetzes von der Erhaltung der physiologischen Reizperiode (Marey, Engelmann). Läßt man nämlich statt einer Extrasystole mehrere aufeinanderfolgen, so tritt die erste spontane Systole nicht um so später ein, je mehr Extrasystolen vorangingen, sondern die Dauer des Zeitraumes zwischen Anfang der letzten normalen Systole vor und der ersten nach den Extrasystolen ist immer ein einfaches Vielfaches der normalen Periodendauer. Dies Gesetz gilt, wie für die Kammer, so auch für die Vorkammer, aber nicht für das Sinusgebiet.

Die oben genannten Besonderheiten kommen aber dem Herzmuskel nicht allein und nicht unter allen Umständen zu. Auch der quergestreifte Muskel (Gastroknemius vom Frosch) zeigt bei rhythmischer Einzelreizung die „Treppe"; auch er kann durch chemische Dauerreize zu rhythmischer Tätigkeit veranlaßt werden (Biedermann). Rhythmizität kommt auch Nervenzentren (Atmungszentrum) zu. Auf der anderen Seite kann der Herzmuskel tetanisiert werden,

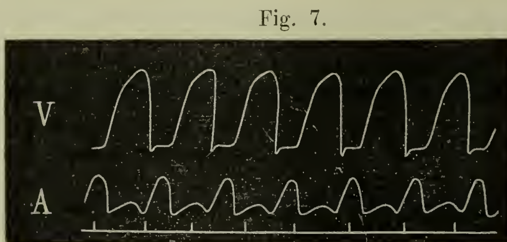
wenn man ihn vorher mit Muskarin vergiftet hat (Walther), oder wenn man gleichzeitig mit der direkten Kammerreizung den Vagus reizt (Frank).

Höhere Temperaturen beschleunigen außerordentlich, niedere verlangsamen die Schlagzahl des Herzens: bei 40° C. ist sie fast 4mal so groß als bei 15°; Temperaturen über 42° und unter 12° C. sistieren nach Langendorff binnen kurzem die Aktion des künstlich durchbluteten Säugetierherzens, während das Froschherz erst unterhalb 4° stillsteht.

Dauer der einzelnen Phasen der Herztätigkeit. Mittels der, insbesondere von Marey (1860) ausgebildeten graphischen oder registrierenden Methoden, ist ermittelt worden (vergl. Fig. 7, 8, 10), daß sich bei normaler ruhiger Herztätigkeit die Dauer einer Systole zu der der Diastole bei den Ventrikeln etwa wie 3 : 4 verhält. Der bei weitem größte Teil des systolischen Zeitraumes kommt auf die Systole der Ventrikel, nur ein kleiner Teil, beim Pferd und nach Landois beim Menschen etwa $1/3$, auf die vorangehende Systole der Vorhöfe; letztere bezeichnet man daher wohl auch als „kurzen Vorschlag der Kammersystole". Wie die Diastole der Vorhöfe schon in der Norm mindestens $2 1/2$ mal so lang ist, als ihre Systole, so kann auch die Diastole der Ventrikel unter Umständen sehr viel länger dauern; bei erkalteten Fröschen und Fischen, bei winterschlafenden Säugern und beim absterbenden Herzen kann die Diastole 5—6, ja 10mal so lange währen, als die Systole, die von konstanterer Dauer und innerhalb ziemlich weiter Grenzen von der Zahl der Herzschläge nur wenig abhängig ist. Dagegen unterliegt die Dauer der Herzpause, also die Ruhezeit aller Herzabschnitte ähnlichen Schwankungen, wie die Schlagzahl des Herzens; sie beträgt $1/6$ bis $1/4$ von der Gesamtdauer eines Herzschlages.

Graphische Untersuchungsmethoden. Die graphischen Darstellungen haben die Bedeutung, schnell verlaufende Bewegungsvorgänge, die sich mit Hilfe des Gesicht-, Gehör- und Gefühlsinnes nur ungenügend verfolgen und auffassen lassen, wie z. B. die Herzbewegung, der Pulsschlag, die Muskelzuckung u. s. w. in einem System weniger Linien, „Kurven", in übersichtlicherer Weise darzubieten, als dies durch die detaillierteste Beschreibung möglich ist. Da die Bewegungen selbst sich in der Regel nur in geringen Exkursionen vollziehen, muß für eine Uebertragung derselben in vergrößertem Maßstabe gesorgt werden. Dies geschieht am einfachsten durch Uebertragung der Bewegung auf einen möglichst leichten Hebelarm, nahe dessen Unterstützungspunkt der Bewegungsimpuls angreift, während das freie Ende oder die Spitze des Hebels auf einer mit gleichmäßiger Geschwindigkeit vorbeigeführten berußten Fläche

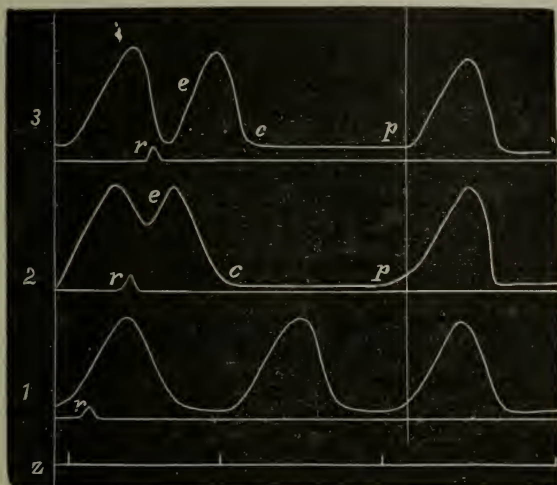
Fig. 7.



Selbstregistrierung des suspendierten Froschherzens.

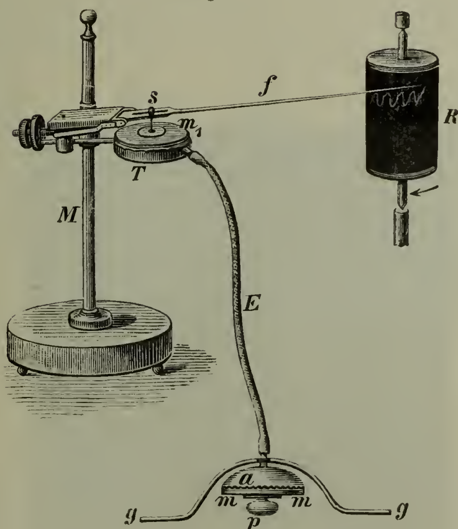
zeichnet. Die verzeichneten Bewegungen sind um so größer, je länger der Hebelarm ist. Dies Prinzip wird beim Pulsschreiber (Sphygmograph) und beim Muskelschreiber (Myograph) benutzt; auch beim bloßgelegten Froschherzen, indem kleine federnde Klemmen, die an den einzelnen Herzabschnitten angreifen, mittelst eines Fadens an je einem Schreibhebel ziehen: Gaskell-Engelmanns Suspensionsmethode (in Fig. 7 entspricht A der Bewegungskurve der Atrien [nebst Sinus], V der des Ventrikels, und zwar der aufsteigende Schenkel der Systole, der absteigende der Diastole; zu unterst Zeitmarken = 1 Sekunde; die Schreibfläche hat sich nach links bewegt, die Kurven sind also, wie auch alle folgenden, von links nach rechts zu lesen). Analog sind die Kurven der Fig. 8 gewonnen, die den Einfluß eines Extrareizes r (S. 35) auf die Kammertätigkeit lehren; in Kurve 1 fällt r in die Systole, also in die refraktäre Phase, hat daher keine Wirkung, bei 2 und 3 in die Diastole, daher je eine Extrasystole e mit nachfolgender kompensatorischer Pause c p (wie die Zeitmarken der Linie z lehren, bewegt sich hier die berußte Schreibfläche fast dreimal so schnell wie in Fig. 7).

Fig. 8.



Wirkung eines Extrareizes r auf das Froschherz.

Fig. 9.



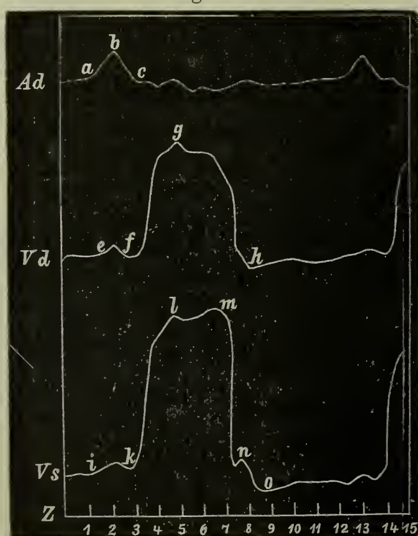
Graphische Darstellung der Herzbewegung.

In einer anderen Reihe graphischer Darstellungen wird die Bewegung nicht direkt auf den Hebel übertragen, sondern indirekt durch lufterfüllte und daher kompressible, sogenannte Upham'sche Kapseln. Fig. 9 zeigt uns zwei solcher Kapseln in der Anordnung von Marey, wie sie sich zur Uebertragung der

Herzbewegung durch die Brustwand, nämlich des Herzstoßes (S. 45), hindurch eignen, „Kardiograph“. Der Aufnahmeapparat (tambour récepteur) besteht aus einer flachen, nach Art einer Trommel mit einer Kautschukmembran m überzogenen Metallkapsel a, die in der Mitte ihres Grundes in ein dünnes Metallröhrchen übergeht. Ein auf die Kautschukmembram aufgeklebtes Aluminiumplättchen trägt die knopfförmige Pelotte p, die, auf die deutlichste Stelle des Herz- bezw. Spitzenstoßes (S. 45) gesetzt, die Kautschukmembran je nachdem hineindrückt und damit die Luft in der Trommel komprimiert. Zur Sicherung des Aufsetzens auf die Brustwand dient das die Trommel umgebende glockenförmige Gehäuse g g. Die Aufnahmekapsel steht durch einen über das Metallröhrchen gezogenen dickwandigen Kautschukschlauch E in Verbindung mit der Registriertrommel (tambour enrégistreur, M), die ebenfalls aus einer flachen, mit einer Kautschukmembran m_1 überzogenen Metallkapsel T besteht, sodaß die resp. Verdichtungen und Verdünnungen der Luft des Aufnahmeapparates auf die Luft dieser Kapsel und damit auf das der Kautschukmembran aufsitzende Stiftchen s übertragen werden, das das Hypomochlion eines langen leichten Hebels f bildet, nahe dessen Drehpunkt das Stiftchen angreift. Die der Herzbewegung genau entsprechenden, nur vergrößerten Exkursionen des Fühlhebels werden von dessen freiem Ende auf einen durch ein Uhrwerk getriebenen, mit gleichmäßiger Geschwindigkeit (in der Richtung des Pfeils) rotierenden berußten Zylinder R in Form einer Kurve „Kardiogramm“, Herzstoßkurve, verzeichnet, deren Erhebungen der Systole, deren Senkungen der Diastole entsprechen.

Beim Pferde haben Chauveau und Marey von der Jugularis bezw. von der Carotis aus in die einzelnen Herzhöhlen Kautschukröhren eingeführt, die unten in mäßig gespannte Kautschukblasen endeten (Kautschukkatheter). Jede der Röhren stand außen in Verbindung mit einer Registriertrommel, sodaß die auf die Kautschukblasen bei der Systole ausgeübten Kompressionen genau übertragen und damit auch die zeitlichen Verhältnisse der Phasen der einzelnen Herzabteilungen verzeichnet wurden. Fig. 10 gibt die so gewonnenen Kurven wieder, die vielmehr Druckkurven sind (S. 72), und zwar A d vom rechten Vorhof, V d von der rechten, V s von der linken Kammer (jeder Teilstrich der horizontalen Linie [Abszisse] Z = $^1/_6$ Sekunde). Das Stück a b c entspricht der Vorhofsystole, die sich als kurzer Vorschlag der mehr als doppelt so langen Kammersystole f g h und k l m n o darstellt und ihrerseits als eine Zacke e f und i k im diastolischen Kurvenab-

Fig. 10.



Kurven der Phasen der einzelnen Herzteile.

schnitt der Kammern zu erkennen ist: die Pause oder Herzruhe fällt zwischen den 9. und 12. Teilstrich.

Neuerdings hat man auch die Herztöne des Menschen sich selbst registrieren lassen. Zu dem Zweck verbanden Einthoven und Geluk ein der Brustwand aufgesetztes Stethoskop mit einem Mikrophon, in dessen Stromkreis sich ein Kapillar-Elektrometer befand. Die durch den Schall hervorgebrachten Ausschläge des Quecksilber-Meniscus wurden photographiert.

Die Herzpumpe und deren Ventile. Das Herz ist einem Pumpwerk vergleichbar, dessen Druckwirkungen die Bewegung des Blutes bedingen. Jeder Herzteil treibt das Blut, das während seiner Erschlaffung eingeflossen ist, bei der nachfolgenden Systole wieder heraus. Daß die Bewegung des Blutes durch das Herz stets nur in einer Richtung erfolgen kann, in der Richtung von den Vorkammern nach den Kammern und von diesen nach den Arterien, ist durch Ventile ermöglicht, den Klappenapparat des Herzens. Das Endokard bildet rings um das Ostium venosum herum eine Falte, eine Duplikatur, zwischen deren beiden Schichten sich noch fibröse und Muskelfaserzüge zur Unterstützung und Verstärkung einschieben. Diese in den Ventrikel kegelförmig hineinragende Ringmembran ist nun fast ihrer ganzen Länge nach mehrfach gespalten, sodaß Zipfel, annähernd von der Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit abwärts gerichteter Spitze, entstehen und zwar im rechten Herzen drei (je ein vorderer, hinterer und nach der Scheidewand gerichteter), daher die Bezeichnung: Valvula tricuspidalis, im linken Herzen (Fig. 11) zwei Zipfel z und z_1 (ein vorderer und ein hinterer): Valvula bicuspidalis (mitralis). Damit diese Klappenzipfel nicht bei der Kontraktion der Kammern V umschlagen können, sind die freien Ränder der Zipfel an die von den Papillarmuskeln p (je 3 in jeder Kammer) abgehenden Sehnenfäden t und t_1, chordae tendineae, geheftet: weil sie ebenso, wie das freie Ende des Segeltuches durch Taue, befestigt sind, heißen diese Klappen nach E. H. Weber „Segelventile". Zieht sich die Kammer zusammen (Fig. 12), so kontrahieren sich gleichzeitig ihre Papillarmuskeln, sodaß sie zu ganz flachen Warzen werden, und gleichen so die systolische Annäherung der Herzbasis zur Herzspitze aus: dadurch bleiben die Klappen gespannt, sie können nicht

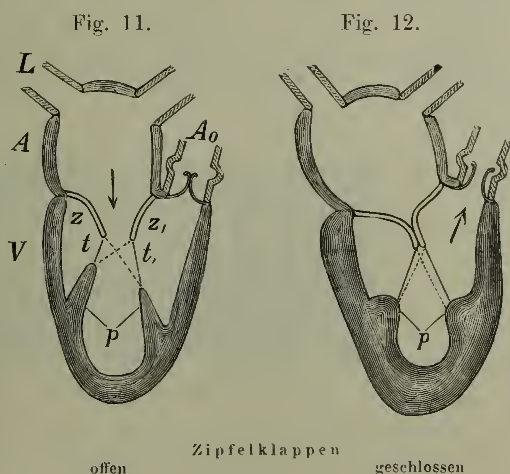


Fig. 11. Fig. 12.
Zipfelklappen
offen geschlossen

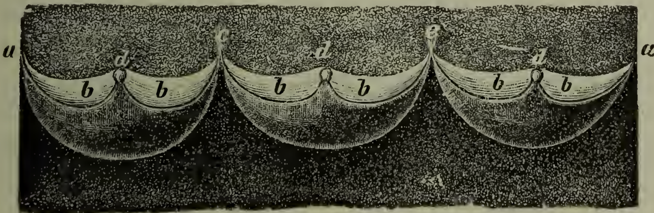
in den Vorhof hineingetrieben werden. Zur größeren Sicherheit des Verschlusses gehen sekundäre Sehnenfäden zu Punkten der unteren der Innenwand des Ventrikels zugewandten Klappenfläche und ferner Sehnenfäden von einem Papillarmuskel p zu zwei Zipfeln z und z_1: so werden beim Spannen der Sehnenfäden die einander zugewandten Zipfelflächen fester an einander gedrückt. Im Verein mit den Sehnenfäden erteilen die sich kontrahierenden Papillarmuskeln den Klappen bei deren Schluß eine solche Lage, daß ihr zentraler Teil gegen das Niveau der Ostia venosa erhoben wird. während die Randteile, um- und abwärts gebogen, flächenhaft gegen einander gepreßt werden (Fig. 12). Kontrahieren sich die Vorkammern A und ihre Anhänge, die Herzohren, und erhöhen damit den Druck auf das in ihnen eingeschlossene Blut, so sucht dieses (Fig. 11) durch die freien Oeffnungen. die Einmündungen der großen Venen L (Hohl- resp. Lungenvenen) und das Ostium venosum auszuweichen. Wie erwähnt, geht aber an den Einmündungstellen der großen Venen die Vorhofmuskulatur noch eine Strecke weit auf die Venenstämme fort (S. 32). Da nun die Verkürzung der Vorkammern an den großen Venen beginnt, so sind während derselben die Venenmündungen so gut wie verschlossen, daher der Abfluß des Blutes in die Venen ebenso wie der Zufluß aus denselben gehemmt ist. Somit kann das Blut nur durch das Ostium venosum in die Kammerhöhle V eintreten. Es wird in die Kammerhöhle gepreßt, so lange die Kontraktion der Vorkammern dauert. Folgt nun die Kammersystole (Fig. 12) und wird dadurch der Druck auf das Kammerblut gesteigert, so sucht dieses dahin auszuweichen, wo ein niedrigerer Druck herrscht, also nach den Vorkammern und arteriellen Ostien A o; durch den so von der Herzspitze zur Herzbasis strebenden Blutstrom müssen die Klappenzipfel segelartig gebläht, „gestellt" (Fig. 12) und aufs Genaueste gegen einander gepreßt werden, sodaß gleich nach Beginn der Kammersystole kein Tropfen Blut nach der Vorkammer zurückkehren kann. Es bleibt daher dem Blute nur der andere Ausweg durch die Oeffungen der großen Arterien (A o = Aorta, Pulmonalis). Betrachtet man die geschlossenen Segelventile von oben, von den Vorkammern aus. so erblickt man rechts einen dreiästigen. links einen einfachen, zuweilen zweiästigen Schlitz entsprechend den oberen Schließungsrändern der gestellten Klappenzipfel.

Will man die Güte des Klappenschlusses erproben, so führt man nach Lower (1669) durch die Aorta eines Rinder- oder Hundeherzens ein langes Glasrohr bis tief in den Ventrikel, bindet dies in der Aorta fest und füllt nun durch das Rohr die Kammerhöhle mit Wasser. Man sieht alsdann die Wassersäule im Glasrohr auf einer gewissen Höhe stationär bleiben, also fließt nunmehr kein Wasser in die Vorkammer ab, die Zipfelklappen sind geschlossen. Schneidet man den oberen Teil der Vorkammer ab, so kann man den Klappenschluß direkt beobachten. Die Wirkung ist die nämliche, als ob die Kammer sich zusammengezogen und auf ihren Inhalt einen der Wassersäule im Glasrohr gleichen Druck erzeugt hätte.

Bedeutung der Vorkammern. Die Systole der Vorkammern leitet schon den Schluß der Zipfelklappen ein, wie dies Baumgarten (1842) ausgeführt hat. Durch das unter Vorkammerdruck ausgetriebene Blut werden die Kammern schneller gefüllt, die Wände derselben gedehnt und üben, sobald der Druck seitens der Vorkammern nachläßt, ihrerseits wieder einen Druck auf den Kammerinhalt aus, unter dem die Klappen von der Kammerinnenwand abgehoben werden; der mit Beginn der Kammersystole eintretende geringste Druckzuwachs in der Kammer genügt, die zarten Ränder der Klappen aneinander zu legen, „die Klappen zu stellen". L. Hermann hebt mit Recht hervor, daß durch die Vorkammersystole die Kammern nicht nur schnell und stark gefüllt werden, sondern auch der Kammermuskulatur eine beträchtliche Anfangsspannung erteilt wird. Die Arbeitsgröße, die ein Muskel bei seiner Kontraktion zu leisten vermag, wird ansehnlich gesteigert, wenn er schon im ruhenden Zustand in Spannung versetzt worden ist. Demnach stellen also die Vorkammern Reservoire vor, aus denen die Kammern schnell gefüllt werden, leiten das Stellen der Zipfelklappen ein und fördern die Arbeitsleistung der Kammern.

Mechanik der Semilunarklappen. Haben die Ventrikel ihren Inhalt in das arterielle Ostium entleert und hört dann mit Beginn ihrer Erschlaffung der von ihnen ausgeübte Druck auf, so würde das in die Arterien gepreßte Blut in die Ventrikel zurückströmen, „regurgitieren" können, wenn nicht die an den Ostien angebrachte Klappenvorrichtung den Rückweg verschlösse. Diese Klappen, drei an Zahl, die Valvulae sigmoideae oder semilunares (Fig. 13), ebenfalls Duplikaturen des Endokards bezw. der innersten

Fig. 13.

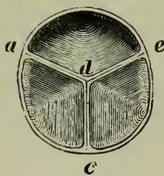


Semilunarklappen beim Menschen.

Haut (Intima) der Arterien bildend, sind so an den Ostien angebracht, daß sie mit der hier kuglig nach außen ausgebauchten Arterienwand je eine Tasche (Sinus pulmonalis bezw. Aortae [Valsalvae]) bilden, a c, c e, e a, nach Art der bekannten Wagentaschen, daher sie nach E. H. Weber auch „Taschenventile" heißen. Muskelwülste, die aus der Herzwand gegen den angehefteten Basalteil vorspringen, bilden verstärkende Polster für die Klappen (Krehl). Beim Menschen trägt der obere halbmondförmige freie Klappenrand in der Mitte ein Knötchen, den Nodulus Arantii, d, zwischen diesem und dem Anheftungspunkt des freien Randes an

die Arterienwand erstrecken sich mondsichelförmige Ausbreitungen, Lunulae, a b d, d b c, c b d, d b e, e b d, d b a. Die Noduli und Lunulae fehlen nach Retzius den Tieren. Der systolische Kammerdruck öffnet die Klappen. Indem das Blut durch den engen Spalt der Muskelpolster in den darüber befindlichen weiten Anfangsteil der Gefäße (Aorta, Pulmonalis) hineinschießt, bilden sich hier Wirbel, welche die Klappen aneinander drängen. Zum Schluß kommt es nur wegen des unter hohem Druck durchströmenden Blutes nicht. Sobald aber der Blutstrom aufhört, fliegen die Klappen wie mit Federkraft gegen einander, ohne daß es zur Regurgitation kommt. Der Schluß findet also in dem Augenblick statt, wo der Druck in den Gefäßen dem Kammerdruck gleichkommt. Dabei legen sich die Klappen mit ihren freien Rändern aneinander (Fig. 14), sodaß sich diese in der Figur eines dreistrahligen Sterns berühren, dessen Mittelpunkt die aneinander treffenden Noduli, d, bilden. Es berühren sich aber, wenigstens beim Menschen, nicht nur die freien Ränder, sondern vielmehr die mondsichelförmigen Ausbreitungen je zwei aneinander stoßender Klappen, die deshalb nach L. Traube auch „Anlagerungsteile der Klappen" heißen, sodaß durch diese flächenhafte Aneinanderlagerung die Sicherheit des Klappenschlusses erhöht wird. Je größer der Druck ist, der auf den Klappen lastet, desto fester werden die Anlagerungsteile aneinander gepreßt. Doch genügt schon für den Verschluß, wie die Erfahrungen an Tieren, die der Lunulae entbehren, zeigen, die Aneinanderlagerung der freien Klappenränder. Die Länge der letzteren vom Anheftungspunkt bis zum Nodulus muß mindestens dem Radius des Arterienrohrs gleich sein. (Vergl. auch Fig. 11 den senkrechten Durchschnitt zweier aneinander gedrückter Klappen in A o).

Fig. 14.



Semilunarklappen geschlossen, von oben gesehen.

Zur Prüfung des Mechanismus dieser Klappen schneidet man die Aorta oder Pulmonalarterie so vom Ventrikel ab, daß in ersterer noch die Klappen zurückbleiben, und bindet oberhalb der Klappen in die Arterie eine lange Glasröhre ein, die man von oben mit Wasser füllt. Zunächst fließt ein wenig Wasser unten aus, dann stellen sich die Klappen und tragen den Druck der auf ihnen lastenden Wassersäule. „Insuffizienz", besser Inkontinenz, nennt man den krankhaften Zustand, bei dem infolge von Substanzverlusten an den Klappenflächen das Blut in den Ventrikel regurgitieren kann, es entstehen dadurch tiefgreifende funktionelle Störungen.

Die Taschenklappen können erst wieder geöffnet werden, wenn der Druck des systolischen Ventrikels über den Druck im Anfangsteil der großen Arterienstämme gestiegen ist, und da letzterer hoch ist, vergeht eine gewisse Zeit, während deren der Ventrikel nach dem Vorhof schon abgeschlossen ist und nach den Arterien noch abgeschlossen bleibt, „die Anspannungzeit des Ventrikels" während deren er weniger eine Aenderung seiner Form als seiner Spannung

erfährt; erst wenn, mit dem Fortschreiten der Kontraktion, die auf das Kammerblut ausgeübte Spannung (vergl. Fig. 10, S. 38) die Stücke fg und klm der Kammerdruckkurven) den zeitigen Druck im Anfangsteil der Arterien übersteigt, beginnt unter Eröffnung der Taschenklappen „die Austreibungzeit des Ventrikels", während deren der Kammerdruck schnell absinkt (vergl. Fig. 10, die Stücke gh und mno der Kammerdruckkurven). Von der beim Menschen etwa 0·4 Sekunde dauernden Systole kommt rund $^1/_5$ auf die Anspannungzeit.

Diastole des Herzens. Die Diastole ist wahrscheinlich nur ein passiver Akt, insofern die weich und nachgiebig gewordenen Herzwandungen unter dem Druck des einströmenden Blutes gedehnt werden. Die diastolische Füllung der erschlafften Herzhöhlen wird hauptsächlich dadurch begünstigt, worauf wir bei der Lehre von der Atmungsmechanik zurückkommen werden, daß der in der Brusthöhle vermöge der Ueberdehnung der Lungen herrschende unteratmosphärische (negative) Druck die Herzwände von einander zu entfernen strebt und zugleich das Blut aus den extrathoracischen Venen, die unter vollem Atmosphärendruck stehen, ansaugt. Doch kann dieser Umstand, wie bemerkt, nur eine begünstigende Wirkung haben, da auch bei eröffnetem Thorax und künstlich unterhaltener Atmung die Diastole unvermindert weiter vor sich geht. Durch die gegen Ende der Kammerdiastole eingreifende Vorhofsystole werden die Kammern noch schneller und stärker gefüllt, als dies ohne dies der Fall wäre (S. 41).

Da somit die Saugkraft der diastolisch erschlafften Herzabschnitte, wenn überhaupt vorhanden, nur eine geringe ist, wirkt das Herz im wesentlichen als Druckpumpe vermöge der bei der Systole frei werdenden lebendigen Kraft.

Ernährung des Herzens. Wie jedem anhaltend arbeitenden Muskel, muß auch dem Herzen Blut zugeführt werden, nur scheint die hierzu nötige Menge geringer zu sein als bei den Skelettmuskeln. Die beiden Kranzarterien des Herzens entspringen aus dem ausgebauchten Anfangsteile der Aorta (Sinus Valsalvae), nahe den freien Klappenrändern. Das Blut der Kranzarterien sammelt sich nach der Auflösung in Kapillaren zu den Kranzvenen, die in die rechte Vorkammer einmünden; ein Teil des Blutes ergießt sich direkt durch die Foramina Thebesi in alle Herzhöhlen, namentlich auch in den linken Ventrikel. Bei der Systole werden nun die nachgiebigeren Kapillaren und Venen vollständig ausgepreßt, während die Arterien, wenigstens im Beginn, eine Erweiterung erfahren; durch beides wird die Durchströmung der Kammerwand mit Blut erheblich gefördert. Unterbindung der Kranzarterien hat erst nach mehreren Minuten dauernden Stillstand der Kammern zur Folge, während die Vorhöfe noch eine Zeit lang fortschlagen können (S. 34). Auch das ausgeschnittene Säugetier- und Vogelherz läßt sich nach Langendorff, wenn es durch die Kranzarterien künstlich durchblutet und im körperwarmen Raum aufgehängt wird, wiederbeleben, sodaß es stundenlang kräftige rhythmische Pulsationen ausführt. An Stelle des defibrinierten Blutes kann man auch eine künstliche Nährlösung setzen, die keine organischen Stoffe, sondern nur

anorganische Bestandteile enthält, und zwar NaCl, KCl und $CaCl_2$ in einem dem osmotischen Druck des Blutes (s. später) entsprechenden Verhältnis, wahrscheinlich auch $NaHCO_3$. Außerdem muß noch für genügende Sauerstoffzufuhr gesorgt werden. Bei einer solchen Speisungsflüssigkeit zehrt das Herz bei seiner stundenlangen Tätigkeit von den in ihm abgelagerten und assimilierten organischen Nährmaterialien, bis diese erschöpft sind. Das Kaltblüterherz kann kurze Zeit auch ohne jeden Sauerstoff auskommen.

Kapazität der Herzhöhlen und Schlagvolumen. Die maximale Blutmenge, die jede Kammer fassen kann, schätzen Volkmann und Vierordt für den erwachsenen Menschen auf 180 ccm Blut; für die Säugetiere im allgemeinen ist sie nach Tigerstedt auf $^1/_{700}$ des Körpergewichts anzusetzen. Davon streng zu scheiden ist die mittlere Blutmenge, die in der Norm bei einer Ventrikelsystole in die Arterien entleert wird, das „Schlagvolumen“; dies dürfte bei ruhiger Herztätigkeit (Körperruhe) nach Fick, Zuntz u. a. nur 60—90, im Mittel 75 ccm oder rund 80 g Blut betragen. Doch ist zurzeit noch strittig, ob dies Schlagvolumen mit der im Ventrikel reichlich enthaltenen Blutmenge identisch ist, d. h. ob der Ventrikel bei der Systole sich vollständig entleert. Jeder der beiden Ventrikel wirft bei Körperruhe etwa $^1/_{66}$ der gesamten Blutmenge aus; also wird bei jeder Kammersystole $^1/_{33}$ vom Gesamtblut in die Arterien getrieben. Für das (ruhende) Pferd berechnet sich nach Zuntz und Hagemann das Schlagvolumen zu 450 ccm (=475 g); bei Körperarbeit kann es, ungeachtet der Zunahme der Schlagzahl (S. 48), auf das 2—3fache steigen. Demnach ist das Schlagvolumen je nach dem Körperzustande, ob Ruhe oder Arbeit, innerhalb weitester Grenzen variabel.

Aus der synchronischen Tätigkeit und aus der gleichen Kapazität beider Ventrikel folgt zugleich, daß die Menge des von jedem einzelnen Ventrikel bei dessen Systole ausgetriebenen Blutes dieselbe sein muß. Denn würde der eine von ihnen mehr Blut bei der Systole pumpen als der andere, so müßten sich die Ueberschüsse im Gebiete des Lungen- oder des Körperkreislaufes anstauen und insbesondere für ersteren zu einer höchst bedrohlichen Blutüberfüllung, sog. Hyperämie führen, während in dem anderen Teil des Röhrensystems sich Blutmangel, verminderte Füllung der Gefäße, sog. Anämie einstellen würde.

Systolische Formveränderung des Herzens. Die Basis des diastolisch erschlafften Ventrikels bildet eine Ellipse, deren große Axe von rechts nach links, deren kleine Axe von der Bauch- zur Rückenfläche geht; die Herzbasis ist also von vorn nach hinten abgeplattet. Die Längsaxe des Herzens, die Verbindungslinie des Mittelpunktes der elliptischen Basis mit der Herzspitze, bildet mit der Herzbasis einen stumpfen Winkel, so daß das Herz nach der Spitze zu gewissermaßen herabhängt. Erfolgt nun die Systole, so gehen nach C. Ludwig im wesentlichen folgende Veränderungen vor sich: die elliptische Basis wird annähernd kreisrund, so daß der

Querdurchmesser sich beträchtlich verkleinert, während der Dickendurchmesser sogar noch etwas zunehmen, der vorderste Abschnitt der Herzbasis sich ein wenig vorwölben kann. Die Längsaxe der Ventrikel wird kürzer und richtet sich auf, bildet nun mit der Basis fast einen rechten Winkel, so daß die Herzspitze dem Mittelpunkt der Herzbasis senkrecht gegenübersteht, d. h. die Herzspitze wird bei der Systole emporgehoben und ihr Abstand von der Herzbasis verringert. Mit anderen Worten: aus der Form eines stark abgeplatteten schiefen Kegels wird bei der Systole ein im Längsdurchmesser verkürzter, gerader Kegel mit fast kreisrunder Basis und senkrecht über deren Mitte stehender Spitze.

Zugleich mit der Aufrichtung des systolischen Herzens, die auch als „Hebelbewegung des Herzens" bezeichnet wird, erfolgt bei Hund, Kaninchen und Mensch die schon Harvey bekannte sog. Axendrehung, der Supination der rechten Hand vergleichbar, also eine systolische Rotation (oder spiralige Drehung) des Herzens um die Längsaxe von links nach rechts, so daß ein vorher seitlich gelegener Teil des linken Ventrikels nach vorn rückt, somit der linke Ventrikel in breiterer Ausdehnung zum Vorschein kommt. Die Axendrehung trägt gleichfalls dazu bei, die Herzspitze von hinten mehr nach vorn zu bringen.

Zu der Axendrehung trägt auch der Umstand bei, daß die aus dem Herzen austretenden großen Arterienstämme (aufsteigende Aorta, Pulmonalis) spiralig um einander gedreht sind und durch das systolisch in sie eingetriebene Blut gedehnt und mehr gerade gerichtet werden; dadurch wird dem ganzen Herzen eine spiralige Drehung von links nach rechts erteilt. Infolge der Dehnung müßte die Herzspitze nach abwärts rücken; da sich aber der Ventrikel in demselben Maße, als er sich entleert, auch in seiner Länge verkürzt, so rückt die Herzspitze entsprechend nach oben, gleicht also die Wirkung der Dehnung aus und bleibt faktisch an ihrer Stelle. Wohl aber rückt die Atrioventrikulargrenze bei der Systole nach unten, bei der Diastole nach oben.

Systolische Lageveränderung des Herzens. Herz- und Spitzenstoß. Das Herz liegt in seinem fibrösen Beutel der Brustwand an, nur über seine Basis und die seitlichen Teile seiner Vorderfläche erstrecken sich die Ränder der Lungenflügel hinüber. Es wird durch die starren Thoraxwandungen ebenfalls in einem von der Bauch- nach der Rückenfläche zu etwas abgeplatteten Zustande erhalten, wobei die Herzspitze in der Diastole ein wenig herabhängt. Alle systolischen Umformungserscheinungen sind in der Hauptsache Formveränderungen des Oberflächenreliefs und auf den einen oder anderen Ventrikel beschränkte Lokomotionen. Das in situ befindliche Herz macht in toto keine Lokomotionen. Wird nun bei der Systole die erhärtete Herzspitze aufgerichtet und der Basis senkrecht gegenübergestellt, so drängt sie gegen die Brustwand und wölbt den nachgiebigen Zwischenrippenraum, wenn sie

auf diesen trifft, hervor „Spitzenstoß“. Der plötzliche Uebergang des vorher schlaffen Herzens in eine sehr fest gespannte, im Dickendurchmesser vergrößerte Masse ist die Ursache der systolischen Vorwölbung der linken vorderen Brustwand in demjenigen Bereich, wo ihr das Herz anliegt, „Herzstoß“ oder „Herzshoc“. Legt man die Hand flach auf die linke Brustwand zwischen 2. und 6. Rippe auf, so fühlt man rhythmisch eine Erschütterung, den Herzstoß. Beim Menschen fühlt man, neben diesem diffusen Herzstoß, zumeist die Erhebung der Herzspitze, den Spitzenstoß, als eine umschriebene Hervorwölbung, am stärksten und deutlichsten im 5. linken Interkostalraum ein wenig median- oder sternalwärts von der Mammillarlinie, d. h. der Geraden, die man sich dem linken Sternalrand parallel durch die Brustwarze gezogen denkt.

Die Ursache des Herz- bezw. Spitzenstoßes ist die plötzliche systolische Erhärtung und Verdickung des Herzens zusammen mit der Erhebung und spiraligen Drehung der Herzspitze.

Die Stärke des Herzstoßes ist außer von der Stärke der Kontraktion auch von der Füllung des Herzens abhängig, da ein stärker gefülltes Herz auch schon in der Diastole stärker auf die Brustwand drückt. Die Herzstoßkurve, das Kardiogramm, stellt daher eine kombinierte Druck- und Volumenkurve dar, und ihre Deutung ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Hierzu kommt, daß die Kurve nach der Art, wie die Aufnahme-Trommel an der Brustwand angebracht ist, sich verschieden gestalten kann. Aus alledem ergibt sich, daß die praktische Bedeutung des Kardiogramms zur Zeit noch eine geringe ist.

Nach Gutbrod und Skoda soll der Spitzenstoß dadurch zustande kommen, daß der Ventrikel infolge der plötzlichen Druckverminderung, welche durch Entleerung des Blutes in die Arterienanfänge gesetzt wird, einen Rückstoß erhält, ähnlich dem Zurückschnellen eines abgefeuerten Schießgewehres oder der Bewegung des Segner’schen Wasserrades (Rückstoßtheorie). — Bei Tieren fühlt man den Herzstoß am stärksten bald oberhalb bald unterhalb des 5. Interkostalraumes, bald näher bald weiter vom Sternum, so z. B. beim Pferd über den Knorpeln der 5. und 6. Rippe; ein eigentlicher Spitzenstoß, wie beim Menschen, ist bei den Tieren selten wahrzunehmen, zum Teil wegen der darüberliegenden starken Brustmuskulatur, wie bei den Wiederkäuern, am ehesten noch bei den Fleischfressern, deren Herzspitze deutlich erhoben wird.

Da die Lungen, wie wir später sehen werden, vermöge des auf ihrer inneren Oberfläche lastenden Atmosphärendruckes (gegenüber dem geringeren Druck auf ihre Außenfläche) stets den größtmöglichen Raum in der Brusthöhle einzunehmen streben, so erweitern sie sich bei der Herzsystole infolge der Verminderung des Herzvolumens und saugen von außen Luft ein; umgekehrt bewirkt die diastolische Volumenzunahme des Herzens eine entsprechende Verkleinerung der Lungen unter Ausstoßung von Luft. Diese, den verschiedenen Phasen der Herztätigkeit sich anpassende Bewegung der Luft in den Lungen bezeichnet man nach Landois als die „kardiopneumatische Bewegung“.

Herztöne. Legt man auf die Gegend des Herzstoßes das Ohr oder ein Höhrrohr auf, so hört man zwei aufeinanderfolgende rhythmisch sich wiederholende Töne, die Herztöne. Zuerst hört man einen dumpfen tiefen langgedehnten Ton (dem g entsprechend), und dann einen kürzeren, helleren Ton (etwa dem c entsprechend), darauf folgt eine Pause, hernach hört man wieder die beiden Töne: dem Klange nach entspricht ihnen am ehesten: bŭ́h-tŭp, bŭ́h-tŭp u. s. f. Der erste Herzton fällt zeitlich mit dem Herzstoß (und dem Arterienpuls), also mit der Systole der Ventrikel zusammen und heißt deshalb systolischer Ton. Er sollte von der mit Beginn der Ventrikelsystole erfolgenden Stellung der Zipfelklappen (S. 39) herrühren. Wenn nämlich dünne Membranen plötzlich stark gespannt werden, wie die Zipfelklappen mit beginnender Systole der Ventrikel, so geraten sie in Schwingungen und dadurch entsteht ein Ton, der um so höher ist, je kürzer und je dünner die Klappen und je stärker ihre Spannung ist. Der erste Ton ist über der ganzen Ausbreitung des Herzstoßes wahrnehmbar, am deutlichsten in der Gegend der Herzspitze. Indeß hört man auch noch am blutleeren Herzen nach Ludwig und Dogiel, ebenso bei Verhinderung des Klappenschlusses (durch Einführen eines Fingers von den Hohlvenen und dem Vorhof aus in das Ostium venosum) einen systolischen Ton, und daraus hat man geschlossen, daß der erste Ton kein Klappenton ist, sondern ein sog. Muskelgeräusch, herrührend von der energischen Kontraktion des Herzmuskels, die wie bei jeder Verkürzung quergestreifter Muskeln zur Entstehung eines Muskelgeräusches Veranlassung giebt. Noch entschiedener sprechen Untersuchungen von Krehl für die Entstehung des ersten Herztones als Muskelton, sodaß diesem Moment der Hauptanteil zukommt, dem sich dann die durch Schwingungen der Klappen erzeugten Töne zumischen.

Der zweite Herzton kommt durch die plötzliche Spannung der vorher schlaffen Semilunarklappen bei Beginn der Kammerdiastole zu Stande und heißt deshalb diastolischer Ton; der Ton ist höher als der erste Ton, weil die Klappen geringere Dimensionen haben, kürzer sind als die Zipfelklappen. Sobald die volle Spannung der Klappen auf irgend eine Weise verhindert wird, sei es experimentell durch Durchbohrung der Klappen oder pathologisch infolge zerstörender Prozesse an denselben, bleibt dieser Ton aus. Auch hört man diesen Ton am deutlichsten an seinem Entstehungsorte, über den Ursprungstellen der Aorta und der Lungenarterie, im 2. Interkostalraum rechts resp. links vom Sternum: hier erscheint auch der zweite Ton akzentuierter, der erste durch die Fortleitung abgeschwächt: buh-tŭ́p, buh-tŭ́p.

Somit entsteht bei der Systole und bei der Diastole jeder Kammer je ein Ton, d. h. im ganzen 2 erste und 2 zweite Töne. Da aber beide Kammern synchron arbeiten, fallen die beiden ersten und die beiden zweiten Töne in der Regel ziemlich zusammen, sodaß man nur je einen 1. und einen 2. Ton hört.

Die Herztöne haben seit Laennec (1815) für die Erkennung der Herzkrankheiten eine wichtige diagnostische Bedeutung gewonnen, insofern krankhafte Veränderungen an ihnen, sobald durch sie die Schlußfähigkeit beeinträchtigt ist, neben den Tönen oder an Stelle derselben Geräusche entstehen lassen; die Feststellung, ob diese Geräusche mit dem ersten oder zweiten Herzton synchron sind, und wo dieselben am deutlichsten zu vernehmen sind, erlaubt einen Rückschluß dahin, welcher Teil des Klappenapparates, ob die Zipfel- oder die Semilunarklappen erkrankt sind.

Die Schlagzahl des Herzens variiert bei den verschiedenen Tiergruppen innerhalb weiter Grenzen, bei derselben Spezies dagegen nur innerhalb enger Grenzen. So beträgt sie in der Minute beim Elefant 25—28, beim Pferd 25—46, beim Rind 40—50, beim Mensch 70—75, beim Schwein, Schaf und Ziege 70—80, beim Hund 70—120, Katze 120—140, Kaninchen 130—180. Je größer also ein Tier ist, desto seltener erfolgt sein Herzschlag, daher kommen im allgemeinen bei derselben Spezies die höheren Zahlen auf kleinere Individuen. Die weiblichen Individuen haben, selbst nach Eliminierung ihrer geringeren Körperlänge, einen häufigeren Herzschlag als die männlichen Tiere. Hengste haben 28—30 Herzschläge (bei sehr alten Hengsten sind auch nur 23 beobachtet worden), Stuten und Wallache 36—40 Herzschläge. Ferner ist der Herzschlag um so frequenter, je jünger die Tiere sind; das Füllen hat 60, das Kalb 56 Schläge. Die Föten und die neugeborenen Tiere haben eine doppelt so große Herzfrequenz als die erwachsenen Tiere, so der menschliche Fötus 140—150, das eben geworfene Fohlen 120—160 Herzschläge. Für den Menschen hat Volkmann als Mittel berechnet, daß die Herzfrequenz von der Geburt erst schneller, dann langsamer abfällt und im 10. Lebensjahre nur noch etwa 87 beträgt; von da ab sinkt sie noch ein wenig und beträgt beim 20jährigen 70—75; auf dieser Höhe erhält sie sich fast konstant bis zum 60. Jahre und steigt von da ab noch ein wenig, doch höchstens um 5 Schläge. Die Schlagzahl zeigt ferner tägliche Schwankungen oder Perioden, abhängig von der Nahrungsaufnahme; nach Vierordt beträgt sie am Morgen 73, fällt dann im Laufe des Vormittags bis auf 69, um nach dem Mittagsmahl auf 80—83 zu steigen; 3 Stunden danach beträgt sie nur noch 77 und vor Einnahme der Abendmahlzeit etwa 73. Im Schlaf und beim Hunger sinkt die Schlagzahl. Kälte verlangsamt, Wärme und verminderter Luftdruck beschleunigen den Herzschlag. Ein beträchtliches Ansteigen der Herzschläge erzeugen Körperbewegungen: Gehen, Laufen, Verrichten schwerer Arbeit. Schon im Stehen ist die Schlagzahl des Herzens größer als im Liegen und im Sitzen und kann bei eiligem Lauf oder sonstiger anstrengender Körperarbeit bis auf das Doppelte der Norm ansteigen. Ferner wird die Herzfrequenz in außerordentlichem Maße von psychischen Einflüssen (Zorn, Angst, Schreck, Aufregung) beherrscht. Endlich vermehrt beschleunigtes Atmen die Zahl der Herzschläge.

Vögel haben im Verhältnis zu gleich großen Säugetieren einen beschleunigten Herzschlag, meist 120—180, die Fische und Amphibien dagegen eine viel geringere Herzfrequenz, erstere meist 20—24 und zwar auf Kosten einer Verlängerung der Diastole, von den letzteren der Frosch 60, Krebse etwa 50, die Schildkröte 20 Herzschläge.

Lehre vom Kreislauf oder Hämodynamik.

Die Blutgefäße, Arterien wie Venen, bestehen aus 3 Häuten: einer äußeren Haut, Tunica adventitia, einer mittleren, T. media, und einer inneren, T. intima. Die erste und letzte ist bei beiden gleich; die Intima besteht aus platten spindelförmigen Epithelzellen mit längsovalem Kern, sog. Endothelien; die Adventitia bildet eine das Gefäß umgebende elastisch-bindegewebige Hülle. Bei den Arterien enthält die T. media elastische Elemente und glatte Muskelfasern gemischt, und zwar je größer die Arterien sind, um so reiner tritt das gelbe elastische Gewebe hervor und ihm gegenüber die Muskelzellen zurück; je kleiner die Arterien sind, um so reiner treten die glatten Muskelfasern hervor und das elastische Gewebe zurück. Dieses besitzt große Dehnbarkeit, also eine geringe, aber vollkommene Elastizität, d. h. es setzt der Ausdehnung geringen Widerstand entgegen, kehrt aber nach Entfernung der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Form zurück. Die Festigkeit der Arterien gegenüber Druckzunahme ist außerordentlich groß. Die A. carotis des Hundes z. B. wird erst durch einen Druck zersprengt, der rund 30mal größer ist als der normalerweise darin herrschende Blutdruck. In den kleineren Arterien ist die Festigkeit noch bedeutender. Die Arterien und ebenso die Venen sind im Körper, auch wenn der Druck in ihnen gleich Null ist, in der Längsrichtung gedehnt; sie werden daher beim Herausschneiden kürzer und dicker.

Fast in jedem Bindegewebe werden, wenn man dasselbe durch Behandeln mit verdünnter Essigsäure oder Kochen durchsichtig macht, elastische Elemente wahrnehmbar als derbe, lange, dunkel konturierte Fasern, die einen gewundenen Verlauf nehmen, vielfach mit einander anastomosieren und sich verästeln. An einzelnen Stellen, so im Lig. nuchae, in den Lig. flava der Wirbelsäule, im Zehenband der Katzentiere etc. treten sie so zahlreich auf, daß man von einem „elastischen Gewebe“ spricht. An der Grenze zwischen Intima und Media der größeren Arterien treten die Fasern in Balken auf, und bilden eine sog. gefensterte Membran. Die Substanz des elastischen Gewebes, das Elastin, aus C, H, N, O und S bestehend, ein Albuminoïd (S. 15), ist selbst bei mehrtägigem Kochen unlöslich in Wasser, ebenso in Aether, Alkohol, konzentrierter Essigsäure; in konzentrierten Laugen löst es sich nur langsam, schneller beim Kochen. Es bedarf sehr langer Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure, um das Elastin aufquellen und löslich zu machen. Auch in Alkohol erhält sich Elastin unverändert.

Die glatten Muskelfasern sind spindelförmige platte Zellen, deren jede nach P. Schultz aus einem, in körnige Zwischensubstanz (Sarkoplasma)

eingebetteten dichten Bündel von Fibrillen mit einem meist zentral gelegenen länglichen stabförmigen Kern besteht; die Enden der darüber und darunter liegenden Zellen greifen innig in einander. Durch Einflüsse der verschiedensten Art, die wir bei der Lehre von der Muskelbewegung des Genaueren zu betrachten haben, werden die glatten Muskelfasern zur Zusammenziehung veranlaßt, wobei sie sich verkürzen und verdicken.

In den mittleren und kleinen Arterien sind die Muskelfasern großenteils in querer Richtung, ringförmig angeordnet, sodaß bei ihrer Zusammenziehung sich der Hohlraum des Gefäßes verengt: nur in den größeren und mittleren Arterien kommen neben den ringförmigen längsverlaufende Muskelfasern vor. Von der Kontraktilität kleiner Arterien kann man sich unter dem Mikroskop überzeugen, wenn man z. B. den Kältereiz oder den elektrischen Strom direkt auf sie appliziert. Die glatten Muskelfasern fehlen nach Ranvier keiner Arterie, selbst nicht der größten; sie finden sich sogar schon im Anfangsteil der Aorta. Die Venen dagegen zeigen längsgerichtete glatte Muskelfasern, die zudem in einer erheblich dünneren Schicht als in den Arterien angeordnet sind, auch besitzen sie weniger elastische Fasern; doch ist ihre Dehnbarkeit, weil ihre Wände dünn sind, eine sehr große. Nur in den Venen der Knochen und des Zentralnervensystems fehlt die glatte Muskulatur, dagegen führen die Endteile der großen ins Herz einmündenden Venen (Hohl- und Lungenvenen), statt der glatten, vom Herzen auf sie übergehende, quergestreifte Muskelfasern (S. 32). Die kleinsten Arterien gehen zuletzt in die Kapillaren über, die nur aus einer Schicht platter, polygonaler Zellen mit längsovalem Kern, sog. Endothelien, bestehen: auch an ihnen hat S. Mayer neuerdings kontraktile Elemente (glatte Muskelfasern) nachgewiesen, wodurch sich die schon bekannte Tatsache erklären würde, daß die Kapillaren kontraktil sind. Das Lumen der Kapillaren beträgt $^1/_{200}$—$^1/_{50}$ mm, ihre Länge im Mittel nur $^1/_2$ mm.

Die Endothelzellen werden nach v. Recklinghausen's Entdeckung erst sichtbar durch Behandlung mit einer $^1/_4$—$^1/_2$ proz. Lösung von Silbernitrat, indem an den Zellgrenzen die Silberlösung reduziert wird, daher die Zellen durch schwarze Silberlinien abgegrenzt werden. Das die Kapillarwand zusammensetzende Endothel ist die direkte Fortsetzung der endothelialen Auskleidung der Arterien und Venen. Den Endothelzellen der Kapillaren kommt wahrscheinlich eine eigene Beweglichkeit zu. Die feinsten dünnsten Kapillaren finden sich im Gehirn, in den Muskeln und der Netzhaut des Auges. Tiere, deren Blut größere Blutkörperchen enthält, haben Kapillaren mit verhältnismäßig weiterer Lichtung als Tiere mit kleineren Blutkörperchen.

Da das Blut, wie jede andere Flüssigkeit, so gut wie inkompressibel ist, muß auch das Volumen des Blutes als unveränderlich angesehen werden. Dagegen besitzt das Blut, wie alle anderen tropfbaren Flüssigkeiten, eine außerordentlich leichte Verschieblichkeit seiner Teilchen, und zwar findet so lange Bewegung der Flüssigkeitsteilchen statt, bis alle wieder in die Gleichgewichtslage zurückgekehrt sind. Es erfolgt die Bewegung

stets von Orten höheren Druckes nach den Orten niederen Druckes. Die gesamten Blutbahnen bilden ein mit einander zusammenhängendes, kommunizierendes Röhrensystem.

Hauptgesetze vom Gleichgewicht der Flüssigkeiten, der Hydrostatik und deren Bewegung, Hydrodynamik. Flüssige Körper pflanzen, dank der leichten Verschieblichkeit ihrer Teilchen, jeden Druck, der auf einen Teil ihrer Oberfläche ausgeübt wird, nach allen Richtungen gleichmäßig fort. Die Größe des Druckes, den die Bodenfläche eines mit Flüssigkeit gefüllten Gefäßes auszuhalten hat, entspricht, wie auch immer das Gefäß gestaltet sein mag, stets dem Gewicht einer vertikalen Wassersäule, deren Basis gleich ist der Bodenfläche, und deren Höhe gleich ist der Tiefe des Bodens unter dem Wasserspiegel, also der Höhe der Flüssigkeit. Vermöge der gleichförmigen Fortpflanzung des Druckes haben auch die Seitenwände eines gefüllten Gefäßes einen Druck auszuhalten, und zwar ist für jede Stelle der Seitenwand dieser Seitendruck gleich dem Gewicht der Flüssigkeitsäule, welche den Flächeninhalt des fraglichen Wandstückes zur Basis und dessen Tiefe unter dem Wasserspiegel zur Höhe hat. Bohrt man in die Seitenwand des Gefäßes ein Loch, so verwandelt sich der auf diese Wand bisher ausgeübte (latente) Flüssigkeitsdruck in eine andere Form von Energie, in lebendige Bewegung, die Flüssigkeit springt in einem kontinuierlichen Strahl aus der Oeffnung hervor und zwar in einer nach abwärts krummen Linie (Parabel). Wenn Flüssigkeiten aus Oeffnungen bei gleichbleibender Druckhöhe ausfließen, so ist ihre Ausflußgeschwindigkeit, durch die in der Zeiteinheit ausgeflossene Menge gemessen, gerade so groß wie die Geschwindigkeit, die ein freifallender Körper erlangen würde, der vom Spiegel der Flüssigkeit bis zur Ausflußöffnung herabfällt (Toricelli's Theorem). Wie beim freien Fall die Fallgeschwindigkeiten, so verhalten sich auch die Ausflußgeschwindigkeiten wie die Quadratwurzeln aus den Fallhöhen, d. h. den Druckhöhen. Indes trifft dies nur für Oeffnungen zu, die in dünner Wand angebracht sind. Erfolgt dagegen der Ausfluß durch lange und im Verhältnis zu der Weite des Druckgefäßes enge Röhren, so macht sich ein Reibungswiderstand geltend, zu dessen Ueberwindung ein Teil der Druckhöhe, der Stromkraft verbraucht wird, sodaß der Ausfluß nur mit einer geringeren Geschwindigkeit stattfindet, die um so geringer ist, je weiter das freie Ende der Röhre vom Druckgefäß entfernt ist. Vermöge der Adhäsion der die Röhrenwand benetzenden Schicht ist diese als unbeweglich anzusehen. Es hat also, streng genommen, der Druck, unter dem die Flüssigkeit ausströmt, nicht die Reibung der Flüssigkeit an der Gefäßwand, sondern vielmehr die Kohäsion der übrigen Flüssigkeit an der ruhenden Wandschicht zu überwinden; daraus leuchtet ohne Weiteres ein, daß das Material der Röhrenwand, wofern es nur durch die Flüssigkeit benetzbar ist, auf den Strömungsvorgang durchaus ohne Einfluß ist. In einer jeden Röhre, in der eine tropfbare Flüssigkeit strömt, hat man daher hinsichtlich der Strömungsgeschwindigkeit die einzelnen Flüssigkeitsschichten zu unterscheiden; die an die Wandschicht zunächst angrenzende hat man als eine sich langsam verschiebende, die darauf folgende sich schneller verschiebend u. s. f. sich vorzustellen, sodaß in der Axe der Röhre die größte Geschwindigkeit anzutreffen ist. Entsprechend dem noch zu überwindenden Reibungswiderstande hat jede Stelle der Ausflußröhre einen Druck auszu-

halten, den man dadurch mißt, daß man an der betreffenden Stelle ein Glasrohr als Meßrohr oder Manometer einsetzt; die emporgehobene Flüssigkeitsäule mißt den Druck, den die strömende Flüssigkeit auf dem Wege von der betreffenden Stelle bis zur Ausflußöffnung noch zu überwinden hat. Dieser Seitendruck ist nun, wie der Versuch lehrt, am höchsten in der unmittelbaren Nähe des Druckgefäßes, dagegen unmittelbar vor der Ausflußöffnung gleich Null und nimmt zwischen diesen beiden Punkten linear ab. Bei gleichweiten Ausflußröhren ist also der Strömungswiderstand, gemessen durch den Seitendruck, proportional der Röhrenlänge. Die Druckabnahme in der Einheit der Wegstrecke (Längeneinheit) bezeichnet man als „Gefälle". Für verschieden lange und weite Ausflußröhren ist die Ausflußgeschwindigkeit nach Poiseuille (1843) direkt proportional dem Querschnitt (dem Quadrat des Röhrenradius), umgekehrt proportional der Röhrenlänge und ferner abhängig von der Natur der Flüssigkeiten, ihrer größeren oder geringeren Zähigkeit (Viskosität); wegen dieser inneren Reibung ist die Ausflußgeschwindigkeit ceteris paribus bei Serum $^1/_2$ mal, bei Blut nur $^1/_3$ bis $^1/_4$ mal so groß als bei reinem Wasser (Hürthle). Die Ausflußgeschwindigkeit ist demnach um so größer, je kürzer das Rohr, je größer sein Querschnitt und endlich je weniger rauh die Innenfläche des Rohres ist; denn die Rauhigkeiten im Innern erhöhen ebenfalls die Widerstände. Für sehr enge Röhrchen, Kapillarröhrchen, dagegen fand Poiseuille, daß die Ausflußgeschwindigkeit dem Quadrate, die ausströmende Menge der vierten Potenz des Röhrendurchmessers proportional ist, und ferner ist sie der Druckhöhe (und nicht wie bei dem Torricelli'schen Gesetze der Quadratwurzel aus den Druckhöhen) proportional.

Druck und Stromgeschwindigkeit in einem ungleich weiten Rohre. Da Flüssigkeiten inkompressibel sind, da sie stets das Rohr vollkommen erfüllen müssen, und eine Dehiszenz zwischen zwei Flüssigkeitsschichten niemals eintreten kann, muß durch jeden Querschnitt eines wie immer gestalteten Röhrensystems in der Zeiteinheit dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurchströmen. Demnach wird die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Röhrenquerschnitt sein, d. h. in dem Maße abnehmen, als der Röhrenquerschnitt zunimmt. Beim Uebergang von einem weiteren zu einem engeren Querschnitt tritt eine plötzliche Vermehrung, beim Uebergang von einem engeren zu einem weiteren Querschnitt eine plötzliche Verminderung des Gefälles ein, oder: vor einer Verengerung der Strombahn liegt ein höherer, vor einer Erweiterung ein niederer Druck, als bei einer stetigen Druckabnahme zu erwarten wäre. Wird ein Rohr winklig geknickt, so nimmt die Ausflußgeschwindigkeit ab; je stärker die Knickung, desto größer ist der Widerstand, desto größer also die Druckhöhe unmittelbar vor der Knickung. Eine Verzweigung des Rohres setzt sich aus Knickung und Erweiterung des Röhrenquerschnitts zusammen, unter der Voraussetzung, daß das Kaliber der Zweigröhren größer als das des Stammrohres ist. Nach den bisherigen Ausführungen läßt sich in einem gegebenen System bei Kenntnis der Querschnittsverhältnisse an jeder Stelle die Stromgeschwindigkeit und der Seitendruck berechnen.

Besonderheiten des Blutgefäßsystems. In dem Maße, als man vom Herzen zu den Kapillaren fortschreitet, erweitern sich die Blutbahnen und zwar zumeist durch Zweiteilung „dichotomisch". Das vereinigte Lumen zweier Arterien, die aus einer

Stammarterie hervorgehen, ist stets größer, als das Lumen der Stammarterie. Somit nimmt der Gesamtquerschnitt der arteriellen Strombahn vom Herzen bis zu den Kapillaren fast stetig zu. Die Strömungsgeschwindigkeit wird dem Blut dadurch erteilt, daß es mit einer der Energie der Herzkontraktion entsprechenden Kraft in die arteriellen Gefäße eingepreßt wird. Indes sind hier prinzipielle Besonderheiten darin gegeben, daß einmal das Herz nicht dauernd arbeitet, sondern nur von Zeit zu Zeit, rhythmisch seinen Inhalt in das Gefäßsystem einpreßt, und daß dieses nicht aus starren, sondern aus elastischen, dehnbaren Wandungen besteht, deren Festigkeit dabei außerordentlich groß ist (S. 49). Ungeachtet dieser periodisch wirkenden Triebkraft findet aber die Blutströmung kontinuierlich (d. h. ununterbrochen) und in den Kapillaren und Venen gleichförmig (d. h. nicht stoßweise) statt, und es fragt sich nun, woher dies rührt? Es führt uns dies auf die Erörterung derjenigen Strömungsmodifikationen, welche durch elastische Röhren gegeben sind.

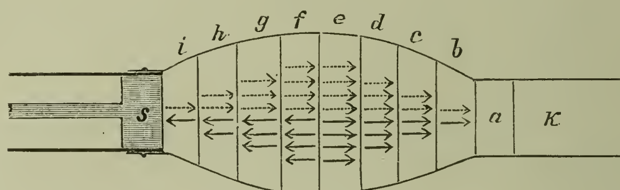
Wellenbewegung. Wird die Oberfläche einer ruhenden Wasserfläche an irgend einem Punkte, z. B. durch ein auf sie geworfenes Steinchen in ihrem Gleichgewicht gestört, so entstehen radiär von diesem Punkte kreisförmige Erhebungen, die in immer weiter werdenden Ringen sich auf der Oberfläche des Wassers ausbreiten, indem nach und nach immer entferntere Wasserteilchen in Bewegung gesetzt werden. Diese kreisförmigen Ringe nennt man „Wasserwellen“. Das Wesen der Wellenbewegung besteht, wie die Untersuchungen der Brüder Ernst Heinrich und Wilhelm Weber (1825) gezeigt haben, darin, daß jedes Wasserteilchen eine kleine kreisförmige Bewegung macht, um schließlich wieder an seinen ursprünglichen Ausgangsort zurückzukehren, während dessen die nächstgelegenen zweiten, dritten, vierten und folgenden Teilchen eine gleiche Bewegung, aber stets die weiter gelegenen später als die nächst vorhergehenden, antreten. Die Wasserwellen bestehen aus abwechselnden Erhebungen über und Vertiefungen unter der ruhenden horizontalen Wasserfläche; jene heißen Wellenberge, diese Wellentäler. Es schreitet nur die Bewegungsform fort, während die Wasserteilchen selbst, wenigstens bei einer sonst ruhenden Wasserfläche, unverändert an ihrem Ort bleiben, daher sieht man einen auf dem Wasser schwimmenden leichten Gegenstand, z. B. ein Korkstückchen, dauernd an seiner ursprünglichen Stelle verbleiben und nur sich abwechselnd heben und senken, auf- und abschaukeln, indem die Wellenringe unter ihm hinwegziehen, „undulatorische Bewegung“. Die größte Aehnlichkeit mit dieser Wellenbewegung bietet die wogende Bewegung, in die ein Getreidefeld durch den gleichmäßig darüber hinstreichenden Wind gerät. Es handelt sich also bei einer wie immer erregten Gleichgewichtstörung einer ruhenden Wasserfläche nur um eine Formveränderung des Flüssigkeitsniveaus, bei der eine Fortbewegung der Wasserteilchen von dem Punkte, wo die Wellen erregt werden, nach der Peripherie nicht stattfindet.

Wirft man jedoch in ein vermöge seines Gefälles sich fortbewegendes Wasser, in einen Fluß ein Korkstück hinein, so sieht man die um letzteres als Mittelpunkt erregten Wellen mit der Geschwindigkeit der Strömung sich fortbewegen, sodaß der Kork immer im Mittelpunkt der konzentrischen, fortlaufen-

den Wellen bleibt und dadurch selbst mit fortgeführt wird. Aber diese Fortführung, „Strom- oder translatorische Bewegung“, rührt nur daher, daß jedes der in kreisförmige Schwingungen geratenden Wasserteilchen, dem schon vorher eine Geschwindigkeit im Sinne der Strömung erteilt war, diese Geschwindigkeit unbeschadet der Rotation beibehält, daher auch die Gesamtheit der kreisförmig schwingenden Teilchen, die sich als Welle darstellt, vermöge der erlangten Strömungsgeschwindigkeit in fortschreitender Bewegung verharrt (Wellenbewegung neben Strombewegung oder translatorische neben undulatorischer Bewegung).

Strömungsvorgang in elastischen Röhren. Wird (Fig. 15) eine gewöhnliche Druckspritze an ihrem freien Ende in Verbindung gesetzt mit einem Kautschukschlauch i a k, der gleichmäßig mit

Fig. 15.



Webers Schema zur Schlauchwellen- und Pulstheorie.

Flüssigkeit erfüllt ist, und nun durch Hinunterdrücken des Spritzenstempels s das vorher im Stiefel befindliche Flüssigkeitsquantum in den elastischen Schlauch hineingepreßt, so wird der zunächst angrenzende Anfangsteil des Schlauches vermöge seiner Dehnbarkeit unter dem Druck der eingetriebenen Flüssigkeit ausgedehnt werden, sich beulenförmig erweitern, wie i h g f e d c b. Die gedehnte Kautschukwand übt nun auf die von ihr eingeschlossenen Flüssigkeitsteilchen einen Druck aus, der um so größer ist, je stärker die Wand ausgedehnt, je größer also die Wandspannung ist. Unter diesem Druck suchen vermöge der gleichmäßigen Druckfortpflanzung in tropfbaren Flüssigkeiten alle Flüssigkeitsteilchen auszuweichen und zwar überall hin, wo ein niederer Druck herrscht, dabei beschreiben sie nicht wie bei der Wellenbewegung im offenen Wasser eine kreisförmige, sondern eine elliptische Bahn. Wir haben also in dem ausgedehnten Röhrenstück außer der durch den Stempel erteilten Strömungsgeschwindigkeit, die von dem mit der Spritze verbundenen Anfangsteil i des Schlauches nach dessen offenem Ende k gerichtet ist, entsprechend den punktierten Pfeilen der Fig. 15, auch noch eine von der Wandspannung herrührende Geschwindigkeit, deren Richtung indes diesseits und jenseits der stärksten Erweiterung, die Höhe der Beule zwischen den Röhrenelementen f und e, eine verschiedene ist, wie dies die ausgezogenen Pfeile andeuten. Im Vorderteil f g h i des Schlauches suchen die Teilchen nach dem Stempel s zu, also entgegengesetzt der durch das Einpressen des Stempels ihnen erteilten Geschwindigkeit (der

punktierten Pfeile) auszuweichen; hier wird somit die Bewegung der Flüssigkeit mehr oder weniger aufgehoben. Jenseits der stärksten Erweiterung, in den Röhrenelementen e d c b sucht die Flüssigkeit in Folge der seitens der ausgedehnten Wand auf sie ausgeübten Spannung peripheriewärts, also in der Richtung der durch den Stempel ihr erteilten Bewegung auszuweichen, somit addieren sich beide, die von dem Stempel und die von der Wandspannung herrührenden Geschwindigkeiten, die Flüssigkeit strebt vorwärts und treibt den angrenzenden Röhrenteil a k u. s .w. beulenförmig auf. Hier wiederholt sich nun dasselbe Spiel, und da in in jedem folgenden Querschnitt des Schlauches mit der Zeit. der Reihe nach die nämliche Veränderung vor sich geht, läuft eine beulenartige Anschwellung den Schlauch entlang mit einer Geschwindigkeit, welche sich summiert aus der durch den Stempel erteilten und der von der Spannung der ausgedehnten Wand herrührenden Geschwindigkeit. Eine solche in der Richtung der hineingepreßten Flüssigkeit fortschreitende Welle heißt: positive Schlauchwelle oder Bergwelle. Je höher eine solche ist, um so kürzer ist sie, und um so langsamer pflanzt sie sich fort. Je weiter nun die Welle fortschreitet, und je größer damit (bei hinreichend langem Schlauch) die Widerstände werden, um so niedriger wird die Welle und um so flacher die elliptische Bahn der Flüssigkeiten, also um so entschiedener und um so gleichmäßiger (d. h. weniger stoßweise) ihre Vorwärtsbewegung. Zieht man umgekehrt den Spritzenstempel zurück, saugt man also die Flüssigkeit aus dem elastischen Schlauch in die Spritze an, so entsteht in ganz gleicher Weise und schreitet von Querschnitt zu Querschnitt fort eine Einziehung des Schlauches, die als negative Schlauchwelle oder Talwelle bezeichnet wird. Solche Wellenbewegung kann nach E. H. Weber auch entstehen, wenn die Flüssigkeitsmasse im Schlauch an sich schon in Strömung begriffen ist und nur ihr Quantum durch Einpressen oder Aussaugen eines Anteils derselben vergrößert resp. verringert wird. Hier äußert sich die Wirkung der ablaufenden Wellenbewegung in einer zu- und wieder abnehmenden Beschleunigung der Bewegung jedes Teilchens. Die Geschwindigkeit der Schlauchwellen hat Weber bei einer Kautschukröhre von 4 mm Wanddicke und 35·5 mm Durchmesser (etwa der doppelten Weite der Brustaorta des Pferdes) zu 11·3 m gefunden.

Blutbewegung in den Arterien. Die positive Schlauchwelle. Indem wir dazu übergehen, den Strömungsvorgang in elastischen Röhren auf die Blutgefäße zu übertragen, sei vorausgeschickt, daß das ruhende Blut sich im arteriellen Gefäßsystem, wenn man vom Herzen absieht, immer in einem Zustand der Spannung befindet, weil das Volumen des Blutes größer ist. als die Kapazität des Gefäßsystems sein würde, wenn das Blut daraus entfernt wäre, weil die Arterien mit Blut überfüllt sind. Die Ausdehnung der Gefäßwände über die ihnen in ungefülltem Zustande zukommenden Dimensionen ruft in ihnen elastische Kräfte

wach, und diese üben einen Druck auf die eingeschlossene Blutsäule aus (S. 72). Wie nun im obigen Beispiel mittelst der Druckspritze in dem mit ihr verbundenen elastischen Schlauch eine Schlauchwelle hervorgerufen wird, so erzeugt das Herz durch die bei der Systole in die großen Arterienstämme eingepreßte Blutmasse eine positive Schlauchwelle. Die Triebkraft des systolischen Herzens wird zuerst in verstärkte Spannung der elastischen Gefäßwand umgesetzt, und die so aufgespeicherte Triebkraft setzt sich allmählich in Strömungsarbeit (Strombewegung) um. Die Elastizität der Arterienwand nimmt also erstens dem Herzen einen Teil der Arbeit ab. Wären die Gefäße starre Röhren, so müßte das Herz die ganze eingeschlossene Blutmenge mit einemmale vor sich hertreiben. So aber nehmen die zentralen Arterien die herausgeworfene Blutmenge auf, und ihre fortschreitende undulatorische Bewegung bewirkt successive eine translatorische Bewegung des Blutes. Zweitens gleichen sie die stoßweisen Bewegungen zu einer gleichmäßigen aus; sie bewirken die Fortbewegung des Blutes auch während der Diastole des Herzens. Treffend hat in dieser Beziehung Weber die elastische Wand der Arterien mit der im Windkessel der Feuerspritzen befindlichen Luft verglichen, welche auf die Flüssigkeit zu drücken und sie auszutreiben fortfährt, auch wenn das Pumpwerk selbst mit dem Einpressen von Flüssigkeit aufgehört hat.

Die positive Schlauchwelle läuft die Arterien entlang, vom Herzen nach den Kapillaren zu. Da, wie schon angeführt (S. 52), der Durchmesser zweier, von einer Arterie abgehenden Aeste größer ist als der der Stammarterie, und dieser Vorgang der Teilung sich sehr häufig wiederholt, so erweitert sich der Gesamtquerschnitt der arteriellen Strombahn von der Aorta nach den Kapillaren zu in ganz außerordentlichem Maße. Je größer aber der Gesamtquerschnitt der Arterien wird, desto geringer wird die Ausdehnung sein, die jeder einzelne der zahlreichen Arterienäste durch das bei der Systole hineingepreßte Blutquantum erfährt, daher die Welle peripheriewärts immer mehr geschwächt „gedämpft“ wird. Dazu kommt noch, daß die Welle an den Winkeln, dem sattelförmigen Zwischenstück zweier aus einer Stammarterie hervorgehenden Aeste zurückgeworfen wird, eine Reflexion erleidet, wodurch rückläufige Wellen in der Richtung nach dem Herzen zu, also der Bergwelle entgegengesetzt, entstehen, außerdem aber durch Reibung an den Winkeln Widerstände für ihre Fortbewegung erfährt, endlich, daß in den kleinen Arterien eine proportional der Abnahme ihres Lumens wachsende Reibung gesetzt wird. Durch alle diese Momente wird die Schlauchwelle auf ihrem Wege von der Aorta zu den feinsten Gefäßen allmählich geschwächt und endlich vernichtet, sie setzt sich in die Kapillaren hin nicht fort. Die in den Arterien bei jeder Systole erzeugte positive Welle kann also, da sie dicht vor oder im Anfangsteil der

Kapillaren erlischt, an der Fortbewegung des Blutes durch die Kapillaren und Venen, d. i. an dem Zustandekommen des Kreislaufs, direkt wenigstens, keinen Anteil haben. Hier muß noch ein anderes Moment hinzukommen.

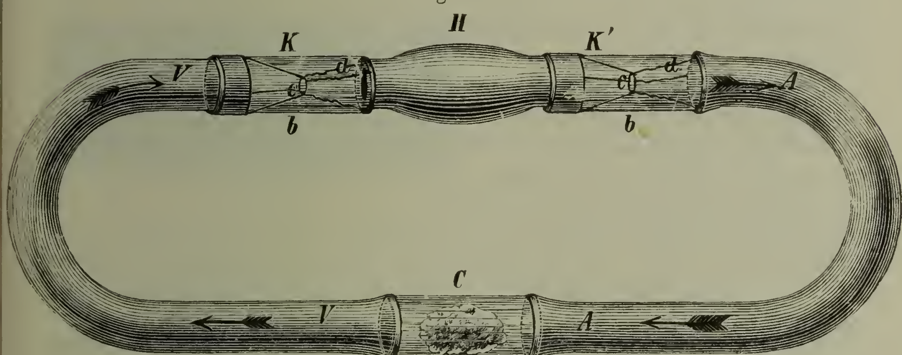
Entsprechend diesen Erörterungen sieht man auch bei Betrachtung der Blutbewegung unter dem Mikroskop, z. B. in der Schwimmhaut (Zwischenzehenhaut) oder im Mesenterium des Frosches, in den verschiedenen Abschnitten des Gefäßsystems ein verschiedenes Verhalten. In den Venen und Kapillaren geht die Strömung kontinuierlich und gleichförmig vor sich, in den Arterien zwar ebenfalls kontinuierlich, aber nicht gleichförmig, vielmehr erleidet hier die Blutbewegung rhythmisch eine stoßweise Beschleunigung; letztere ist der Ausdruck der durch die Systole des Herzens erregten, die Arterien entlang laufenden positiven Welle, die, wie schon die theoretische Betrachtung wahrscheinlich gemacht hat, in den kleinsten Arterien erlischt.

Blutbewegung in den Kapillaren. Ursache der kontinuierlichen Strömung oder der Strombewegung des Blutes. E. H. Weber ist es wiederum, dem wir die Feststellung der wesentlichen Prinzipien der Blutbewegung verdanken (1850). Die kontinuierliche Strömung in den Kapillaren und überhaupt im ganzen Gefäßsystem bringt das Herz durch seine Tätigkeit, die der Wirkung einer rhythmisch arbeitenden Druckpumpe gleicht, auf indirektem Wege hervor. Denkt man sich zunächst das Herz aus dem System ausgeschaltet, indem z. B. gleichzeitig die zu- und abführenden Gefäßstämme in der Nähe des Herzens abgeklemmt werden, so würde, da das Gefäßsystem aus miteinander kommunizierenden Röhren besteht, sich allmählich an allen Punkten des Systems Druckgleichheit herstellen. Werden nun die Klemmen entfernt und erfolgt eine Systole des Ventrikels, so wird unmittelbar eine Ungleichheit des im Gefäßsystem herrschenden Druckes gesetzt. Dadurch, daß das Herz in die bereits gespannten Arterien ein neues Blutquantum hineinwirft, das die Arterienwandungen noch stärker ausdehnt und infolge davon einen stärkeren Gegendruck seitens der elastischen Wandung rege macht, wird der Druck in den Arterien vermehrt, dagegen gleichzeitig dank der mit der Kammersystole zusammenfallenden Vorhofsdiastole, während deren Blut aus den Venen einströmt, der Druck in den Venen erniedrigt. Die Folge dieser durch eine Systole erzeugten Druckdifferenz in den Arterien und Venen ist, daß das Blut von den Arterien durch die Kapillaren nach den Venen abfließen muß, bis die Druckdifferenz an allen Stellen des Systems ausgeglichen ist. Gingen die Arterien durch relativ weite Röhren direkt in die Venen über, so würde die Ausgleichung der Druckdifferenz so schnell vor sich gehen, daß vor Beginn der nächsten Ventrikelsystole der Druck im ganzen Gefäßsystem der gleiche wäre; indem das nämliche Spiel sich bei jeder Systole wiederholte, würde so eine stoßweise intermittierende, periodische Bewegung des Blutes zu stande kommen. Infolge der ungeheuren

Widerstände aber, die der Bewegung des Blutes die vielen Winkel und Biegungsstellen an den Arterien, die Reibung in den kleinsten Arterien und vollends die enorme Reibung innerhalb des engmaschigen dichten, den feinsten Poren vergleichbaren Kapillarnetzes setzen, wird die Ausgleichung der Druckdifferenz so sehr verlangsamt, daß sie nie vollendet ist zur Zeit, wo eine neue Kammersystole beginnt, oder mit anderen Worten: zur Ausgleichung der durch eine Kammersystole und gleichzeitige Vorhofsdiastole erzeugten Druckdifferenz im Gefäßsysteme bedarf es längerer Zeit, als das Intervall zwischen zwei Kammersystolen beträgt. Es findet also die nunmehr beginnende nächstfolgende Kammersystole das Blut noch in Bewegung zur Ausgleichung der durch die vorhergehende Systole gesetzten Druckdifferenz; da sie selbst durch Einpressen eines Blutquantums in die Arterien eine neue Druckerhöhung bewirkt, und auch diese nicht ausgeglichen ist, bis die nachfolgende Systole wieder beginnt, so entsteht eine kontinuierliche Bewegung. Je häufiger sich die Systolen in einer bestimmten Zeit wiederholen, je größer die Herzfrequenz, desto größer muß notwendigerweise der Druck und die Füllung der Arterien, desto kleiner der Druck und die Füllung der Venen werden. Je höher der Druck der Arterien wird, je größer also die Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen, desto mehr Blut wird in der Zeiteinheit durch die Kapillaren nach den Venen hinübergetrieben. Schließlich hat in den Arterien durch die angestaute Blutsäule der Druck gegenüber den Venen eine solche Höhe erreicht, daß er imstande ist, im Intervall zweier Systolen die gleiche Blutmenge durch die Kapillaren in die Venen hinüberzutreiben, als durch jede einzelne Systole in die Arterien hineingepreßt wird. Hält nun die rhythmische Tätigkeit des Herzens an, so findet im ganzen Gefäßsystem ein kontinuierlicher Kreislauf des Blutes statt; an jeder Stelle des Gefäßsystems herrscht dynamisches Gleichgewicht: Zufluß und Abfluß sind gleich groß. Die Rhythmik und Frequenz des Herzens in Verbindung mit der Elastizität der Gefäße bewirkt also, daß die Blutbewegung in den Kapillaren kontinuierlich (d. h. ununterbrochen) und gleichförmig (d. h. ohne die systolischen Stöße) und ferner unter einem gewissen Druck und mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich geht. Das ist aber von wesentlicher Bedeutung, denn die Kapillaren stellen den wichtigsten Teil des Gefäßsystems dar; in ihnen erfüllt erst das Blut seine Aufgabe, in Stoffaustausch mit den Geweben zu treten, das für ihren Bestand nötige Material ihnen zuzuführen und die Abfallstoffe wieder aufzunehmen. Den Blutstrom in den Kapillaren in einer für diese seine Aufgabe geeigneten Weise zu unterhalten, daraufhin ist ja das ganze Gefäßsystem angelegt.

Diese Mechanik des Blutgefäßsystems erläutert Weber durch ein sinnreiches Schema (Fig. 16). Das Herz H wird von einem starkwandigen Gummiballon repräsentirt; mit ihm in wasserdichter Verbindung stehen zwei Glasröhren b und b, in die eine Klappenvorrichtung K und K′ nach Art der Segelventile (S. 39) eingefügt ist; bei c setzen sich die den Chordae tendineae vergleichbaren, das Umschlagen der Zipfel verhütenden Fäden d an. Die Klappen gestatten dem Blut nur in der Richtung der Pfeile den Durchtritt, während sie von dem nach entgegengesetzter Richtung strebenden Blut verschlossen werden. AA stellen die Arterien, VV die Venen vor; die Länge der venösen Bahn ist im Verhältnis mindestens zweimal so groß zu denken. Das zwischen Arterien und Venen eingeschaltete Glasrohr C, in welches ein engmaschiger Schwamm eingefügt ist, stellt das Kapillargefäßsystem vor. Das ganze Röhrensystem wird mit

Fig. 16.



Schema des Kreislaufs nach E. H. Weber.

Wasser so weit gefüllt, daß es mäßig gespannt ist, und dann die Herztätigkeit durch periodisches Zusammendrücken des Gummiballons nachgeahmt. Man kann sich an dem Schema außer von den einzelnen Bedingungen für das Zustandekommen des Kreislaufs (Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen, Zunahme der Füllung in den Arterien, Abnahme in den Venen; Bedeutung des Kapillarsystems einerseits, der Frequenz der Herzschläge andererseits für die Erzeugung der kontinuirlichen und der gleichförmigen Strömung u. s. f.) auch noch von den Verhältnissen der Schlauchwellen überzeugen. Man sieht, daß eine durch einmalige Kompression des Gummiballons in den Arterien AA erzeugte Schlauchwelle sich nicht durch die Kapillaren C hindurch nach den Venen VV zu fortpflanzt (S. 56), daß ferner zur Fortpflanzung der Welle Zeit erforderlich ist der Art, daß eine durch Zusammendrücken von H erzeugte Schlauchwelle mit einer, noch vom bloßen Auge wahrnehmbaren Geschwindigkeit von b durch AA in der Richtung der Pfeile fortschreitet (S. 55).

Pulswelle. Jede Kammersystole erregt durch das Auswerfen von Blut, des „Schlagvolumens“ (S. 44), in die gefüllten Arterien eine Bergwelle (Fig. 15, S. 54), die das Arterienrohr entlang peripheriewärts läuft, und die Ursache der stoßweisen Beschleunigung ist, welche die im übrigen Gefäßsystem kontinuierliche

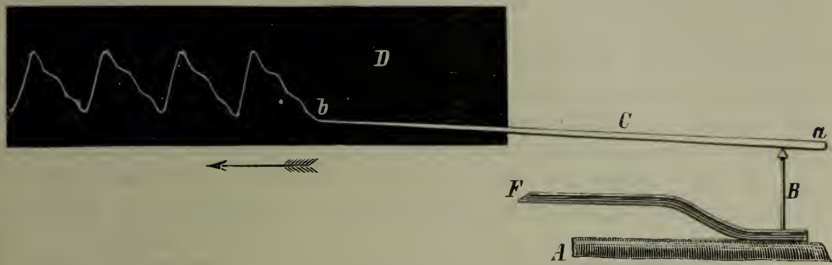
und gleichförmige Bewegung in den Arterien erfährt. Damit ist jedesmal eine vermehrte Füllung und Spannung der Arterien verbunden. Erstere manifestiert sich sichtbar und noch besser fühlbar durch eine vorübergehende Umfangzunahme der Arterienwand, letztere durch eine vermehrte Resistenz, welche die Arterie dem sie zusammendrückenden Finger bietet. Den jeder Kammersystole entsprechenden periodischen Stoß, welchen der auf eine oberflächlich verlaufende Arterie aufgelegte Finger fühlt, bezeichnet man als Puls. Der Puls ist also zugleich der Ausdruck für die die Arterien entlang laufende positive Welle: da diese aus bereits erörterten Gründen in den Kapillaren erlischt (S. 56), kommt begreiflicher Weise die Erscheinung des Pulsierens nur den Arterien zu. Da der Puls der Ausdruck der Bergwelle ist, die als beulenartige Anschwellung von Querschnitt zu Querschnitt läuft, so braucht er eine gewisse Zeit, um vom Aortenursprung zu den Kapillaren zu gelangen, und diese Zeit, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle, hat E. H. Weber zu rund 9 m in der Sekunde gefunden.

Weber fand, daß der Puls in der Art. dorsalis pedis des Menschen $^1/_7$ Sekunde später erscheint, als in der Art. maxillaris ext. Im Mittel aus einer Reihe von Messungen ist die Dorsal. ped. um rund 1·3 m weiter vom arteriellen Herzostium entfernt, als die Maxillaris. Zum Durchlaufen dieses Weges hat die Welle eine Zeit gebraucht, gleich der Zeitdifferenz des Pulses, $^1/_7 = 0{\cdot}143$ Sek.; da die Geschwindigkeit gleich ist dem durchlaufenen Raum dividiert durch die Zeit, so beträgt dieselbe $\frac{1{\cdot}3}{0{\cdot}143} = 9{\cdot}1$ m. Zu ähnlichen Werten (8·4—9·4 m) sind mit verbesserten Hilfsmitteln neuerdings Moens und Grashey gelangt. Für den Hund beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle nach Grunmach nur $4^3/_4$ m.

Die pulsatorische Querschnittzunahme der Arterie, die nach Ablauf der Welle wieder zu ihrer ursprünglichen Weite zurückkehrt, kann man an freigelegten oder oberflächlichen Arterien, z. B. an der Art. radialis dicht oberhalb des Handgelenks, sehr gut mittelst des Gefühls, häufig auch mittelst des Gesichtes erkennen, so z. B. beim Menschen an der durch die dünne Stirnhaut durchschimmernden Art. temporalis. Zur schärferen Bestimmung der durch den Puls bedingten Veränderungen am Arterienrohr und ihres zeitlichen Ablaufes dienen selbstregistrierende Apparate (S. 36), Sphygmographen (Pulsschreiber).

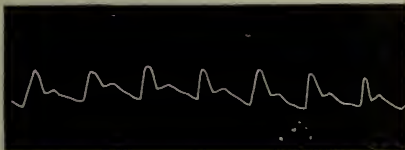
Das Prinzip derselben (in Fig. 17 ist Marey's Sphygmograph schematisch dargestellt) besteht im allgemeinen darin, daß an die Arterie A durch eine stählerne Feder F, welche die Arterie halb komprimiert, ein Elfenbeinstück „Pelotte“ angedrückt wird. Die Bewegungen derselben werden mittels des Metallstäbchens B, das mit jeder An- und Abschwellung der Arterie sich hebt und senkt, einem langen einarmigen möglichst leichten „Fühlhebel“ aCb übertragen, an dem es nahe dessen Drehpunkt a angreift. Das andere freie Ende b des Fühlhebels macht eine um so größere Exkursion, als die Länge des Hebels die Entfernung des Drehpunktes a vom Angriffspunkt des Stäbchens B übertrifft (S. 36). Die

Fig. 17.



Sphygmograph von Marey.

Fig. 18.



Sphygmogramm.

Spitze des Fühlhebels verzeichnet ihre Exkursionen auf eine durch ein Uhrwerk mit gleichmäßiger Geschwindigkeit (in der Richtung des Pfeiles) vorüberbewegte berußte Scheibe D. In der Figur sehen wir eine so verzeichnete Pulskurve „Sphygmogramm", vier Pulsen entsprechend. Mittelst neuerer verbesserter Apparate erhält man getreuere Pulskurven, wie Fig. 18. Der in der Pulskurve ausgedrückte Vorgang ist der Druckverlauf in der Arterie (S. 68), daher die Sphygmographen auch „Druckpulsschreiber" heissen.

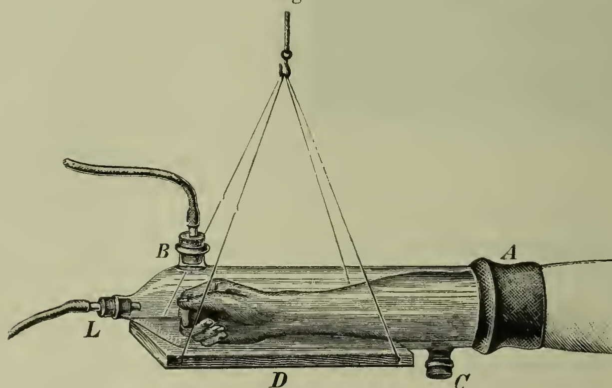
Jede Erhebung mit nachfolgender Senkung entspricht dem Ablauf einer Pulswelle und zwar jene der Anschwellung, diese der Abschwellung der Arterie. Die Pulskurve beginnt mit einem ziemlich steil ansteigenden („anakroten") Ast. Er drückt die positive Schlauchwelle aus, welche durch das Hereinwerfen des Schlagvolumens in die Aorta entsteht und fängt etwas (um die Anspannungszeit) später an als die Systole des Ventrikels. Der Gipfel wird früher erreicht, als die Systole des Herzens zu Ende ist; das Herz preßt noch Blut in das Gefäßsystem, wenn der absteigende („katakrote") Ast beginnt. An diesem, der erheblich langsamer abfällt, sieht man regelmäßig eine kleine Erhebung, welche man als die dikrotische bezeichnet; der Puls heißt dann doppelschlägig, dikrot. Häufig findet man auch eine zweite oder mehrere noch kleinere Erhebungen. Die Ursache der dikrotischen Erhebung ist eine positive zentrifugale von den geschlossenen Semilunarklappen ausgehende Welle. Wie diese entsteht, ist noch unentschieden. Auch das aus der Arterie spritzende Blut verzeichnet auf eine vorbeibewegte Papierfläche eine dikrote Kurve (Hämautographie nach Landois). Die weiteren kleinen Erhebungen sind auf elastische Nachschwingungen der Arterienwand zurückzuführen (Elastizitätselevationen). Man zieht vielfach aus der Pulskurve Schlüsse auf die Tätigkeit des Herzens, auf den Zustand der Gefäße und auf den Blutdruck. Doch darf das nur mit großer Vorsicht geschehen.

Je stärker die auf die Arterie drückende Stahlfeder, je kleiner das Gewicht und damit das Trägheitsmoment des Schreibapparates und je geringer die Wider-

stände des Instrumentes sind, desto getreuer fallen die gewonnenen Kurven aus. Man hat daher, um die hieraus sich ergebenden Fehlerquellen zu vermeiden, dicht auf die Haut über der Arterie ein Spiegelchen geklebt und die Bewegungen eines reflektierten Lichtstrahles, als masselosen Hebels, photographiert. Mit diesen Kurven stimmen die am Sphygmographen gewonnenen überein, was für die Brauchbarkeit des letzteren spricht. Auch mittelst Lufttransportes kann man die Pulskurve verzeichnen; das geschieht z. B., wenn man zugleich das Kardiogramm registrieren will. Es wird dann in ganz gleicher Weise, wie bei letzterem, eine Aufnahmekapsel an der Stelle des fühlbaren Pulses angebracht.

Die sytolischen und diastolischen Volumenschwankungen der Arterien werden schließlich von den Hydrosphygmographen oder besser Plethysmographen registriert, zugleich auch die Schwankungen des gesamten Blutgehaltes in einer Extremität. Mosso's Apparat (Fig. 19) besteht aus einem länglichen,

Fig. 19.



Plethysmograph von Mosso.

mit Wasser gefüllten Glaszylinder, der den Vorderarm aufnimmt, um den die Gummimanschette A wasserdicht schließt; der Behälter ruht auf einem Brettchen D, das an der Decke aufgehängt ist, um die Schwankungen der Versuchsperson auszuschließen. Tubulus L führt zu einem Druckgefäß, B kommuniziert mit einer Mareyschen Registriertrommel (Fig. 9, T, S. 37), auf welche die Schwankungen des Wasserniveaus übertragen werden, die der Schreibhebel auf eine rotierende Trommel (etwa wie Fig. 9, R) registriert. Die plethysmographische Kurve ist, weil durch die Schwankungen des Volumens einer Extremität bedingt, eine Volumenkurve; da der Abfluß durch die Venen annähernd konstant ist, sind die Volumenschwankungen der ziemlich genaue Ausdruck des wechselnden arteriellen Zuflusses: der Plethysmograph ist ein „Volumenpulsschreiber". Außer den, den Pulsen entsprechenden sogenannten pulsatorischen Volumenschwankungen zeigen die plethysmographischen Kurven noch die respiratorischen, von den Atmungsphasen herrührenden Schwankungen und die dikrotische Elevation.

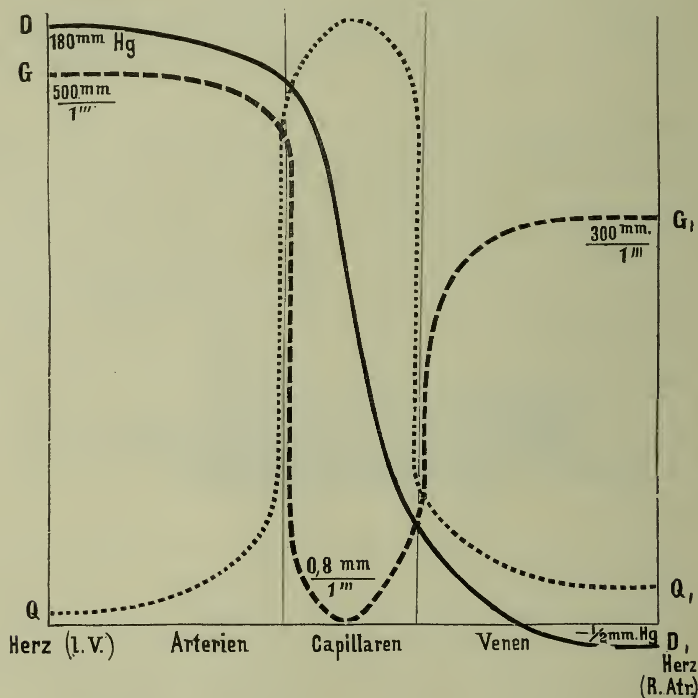
Pulsfrequenz. Alles, was oben (S. 48) über die Frequenz der Schläge des Herzens angeführt worden ist, bezieht sich ebenso auf die Pulsfrequenz, da der Puls der sicht- und fühlbare Ausdruck der Ventrikelsystole an den Arterien ist. Der Puls läßt sich durch Befühlen oberflächlich gelegener und gegen eine feste Unterlage andrückbarer Arterien leicht zählen, beim Menschen durch Befühlen der Art. radialis dicht oberhalb des Handgelenkes, beim Pferde und Rind durch Befühlen der Art. maxillaris ext., da wo sie sich um den hinteren Rand des Unterkiefers herumschlägt, oder der Art. cubitalis mitten auf der Höhe des Ellbogengelenkes; beim Hunde benutzt man hierzu die Art. carotis am Halse in der Nähe des Kehlkopfes. Bei noch kleineren Säugetieren benutzt man die Art. cruralis, die auch beim Hunde sehr geeignet ist, oder man zählt den Herzschlag mittelst der auf die Herzgegend aufgelegten Hand.

Außer der Frequenz (häufiger Puls: P. frequens, seltener Puls: P. rarus) ermöglicht die Befühlung des Pulses noch ein Urteil über dessen Größe, Schnelligkeit und Härte. In Bezug auf die Hebung oder Exkursion, welche die Arterie unter dem aufgelegten Finger macht, unterscheidet man einen großen (P. magnus) und einen kleinen Puls (P. parvus); die Größe ist ein Maß für die bei einer Systole aus dem Ventrikel entleerte Blutmenge (Schlagvolumen S. 44). Je nachdem die Exkursion rasch oder langsam gegen den Finger andringt, unterscheidet man den schnellen (P. celer) und den trägen Puls (P. tardus); man gewinnt dadurch eine Vorstellung von der Zeit, während deren sich die systolische Entleerung des Ventrikels vollzieht. Läßt sich die Arterie nur schwer mit dem Finger zusammendrücken, so nennt man den Puls hart (P. durus), im entgegengesetzten Fall weich (P. mollis); die Härte ermöglicht eine ungefähre Abschätzung des in der Arterie herrschenden Blutdruckes (S. 68).

Stromgeschwindigkeit des Blutes. So lange der Zufluß vom Herzen konstant bleibt und so lange die Widerstände der Strombahn sich nicht ändern, ist der Blutstrom in einem gleichmäßigen Zustand, den man den „stationären" nennt. Da das Blut, wie die tropfbaren Flüssigkeiten überhaupt, so gut wie inkompressibel ist und stets das Gefäßrohr vollständig erfüllen muß, eine Dehiszenz der einzelnen Flüssigkeitschichten also nicht eintreten kann, muß, bei stationärem Zustand des Blutstromes, durch jeden gegebenen Querschnitt eines wie immer gestalteten Röhrensystems, in dem das Blut strömt, dieselbe Blutmenge hindurchfließen (S. 52). Demnach wird ceteris paribus die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Querschnitt sein müssen, d. h. in dem Maße abnehmen, als der Gefäßquerschnitt zunimmt und umgekehrt. Daraus geht schon hervor, daß, da von der Aorta resp. Pulmonalarterie peripheriewärts der Gesamtquerschnitt in Folge der zahlreichen Verästelungen sich vergrößert (S. 52), und die Erweiterung des Querschnittes in den Kapillaren ihr Maximum erreicht, die Stromschnelle in entsprechendem Maße

von den Arterien bis zu den Kapillaren abnehmen und in letzteren ihren niedrigsten Wert erreichen muß (Fig. 20). Umgekehrt wieder in dem Maße, als sich beim Uebergang der Kapillaren in die Venenwurzeln und vollends beim Zusammenfluß der kleineren Venen zu den größeren Venen der Gesamtquerschnitt allmälig verkleinert, nimmt die Stromgeschwindigkeit stetig zu und erreicht in den dem Herzen nächsten Venen, den Hohlvenen, ihren höchsten Wert, der nahe kommen muß dem in der Aorta, wenngleich er diesen nicht

Fig. 20.



Beziehungen zwischen Querschnitt ········, Stromgeschwindigkeit – – – – und Druck ——— im Blutgefässsystem.

erreicht, weil die Kapazität der Venen immer größer ist, als die der Arterien; sind doch in der Regel für je eine Arterie zwei Venen vorhanden und ferner die Wandungen der Venen relativ schlaffer, dünner und leichter dehnbar als die der Arterien. Die Bestätigung dieser theoretischen Betrachtungen liefert wieder die mikroskopische Beobachtung des Blutlaufs in der Schwimmhaut oder im Mesenterium des Frosches. Hier sieht man den Strom in den kleinen Venen und Kapillaren gleichförmig ablaufen, aber in den Venen mit einer viel grösseren Geschwindigkeit als in den

Kapillaren. In den kleinen Arterien erfolgt die Strömung sehr schnell, aber neben der kontinuierlichen Strömung beobachtet man eine periodische stoßweise Beschleunigung des Blutstromes, entsprechend der durch die Herzsystole erregten und die Arterien herablaufenden Bergwelle. Wenn man daher von der Stromgeschwindigkeit in den Arterien spricht, so meint man die mittlere Geschwindigkgit, d. h. das Mittel aus der kontinuierlichen gleichförmigen Strömung und ihrer periodischen Beschleunigung.

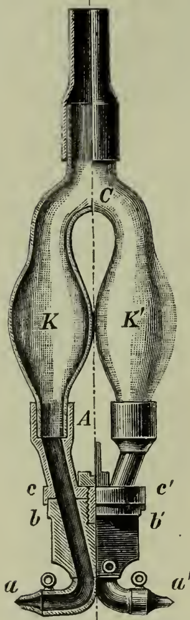
In kleineren Arterien oder Venen des Frosches sieht man unter dem Mikroskop den Blutstrom deutlich geschieden in einen, die roten Blutkörperchen führenden Axenstrom und in einen klaren, von roten Blutkörperchen freien, aber farblose Zellen führenden Wandstrom. Im Axenstrom rollen die roten Blutkörperchen dichtgedrängt, sämtlich mit ihrem großen Durchmesser in der Längsaxe des Blutgefäßes, schnell dahin, in der Wandschicht bewegen sich die farblosen Blutzellen längs der Gefäßwand sehr träge und zwar etwa 10mal langsamer als die roten Blutkörperchen des Axenstroms. Schon oben (S. 51) ist erörtert worden, daß bei einer jeden in einer Röhre strömenden Flüssigkeit in der Mitte die Geschwindigkeit am größten ist und von da nach der Peripherie zu abnimmt. Wegen ihres gegenüber den roten Blutkörperchen geringeren spezifischen Gewichtes geraten die farblosen Zellen (S. 24) in den langsameren Wandstrom. Nach v. Kries ist die mittlere Geschwindigkeit im Kapillarrohr etwa gleich der halben Geschwindigkeit des Axenstroms.

Bei der mikroskopischen Beobachtung des Blutlaufs beim Frosch kann man nach dem Vorgange von E. H. Weber die Stromgeschwindigkeit in den Kapillaren direkt messen, indem man die Weggröße ermittelt, die ein bestimmtes rotes Blutkörperchen in einer Sekunde zurücklegt: man findet sie zu 0·5 bis 0·6 mm; beim Warmblüter, so in der durchsichtigen Flughaut der Fledermaus und im Mesenterium von Meerschweinchen und Kätzchen, beträgt sie 0·8 mm in der Sekunde. In der Vena jugularis des Pferdes hat A. W. Volkmann die Stromgeschwindigkeit zu 250 mm, in der Carotis zu 360 bis 400 mm gefunden; demnach dürfte sie in der Aorta rund 500 mm betragen. Es ist die Geschwindigkeit in der Aorta zwei Mal so groß als in den Hohlvenen und rund 600 Mal so groß als in den Kapillaren. Daraus würde sich ergeben, daß das Strombett vom Ursprung der Aorta bis zu den Kapillaren um etwa das 600 fache zunimmt. Wenn auch dieser Zahlenwert nur annähernd genau ist, so gibt er doch wenigstens eine Vorstellung von der ungeheuren Zunahme des Gesamtquerschnittes der Strombahn in den Kapillaren.

Methoden zur Bestimmung der Geschwindigkeit der Blutströmung. Die einen von ihnen messen die mittlere Geschwindigkeit an einem bestimmten Gefäßquerschnitt ohne Berücksichtigung der durch die Systole und Diastole hervorgerufenen Schwankungen, so Volkmann's Hämodromometer und C. Ludwig's Stromuhr. Das Hämodromometer (1850) besteht aus einer U-förmigen, mit starker Sodalösung (zur Verhütung der Blutgerinnung) gefüllten Glasröhre, deren freie Enden wasserdicht in eine Messingröhre eingefügt sind. An dieser befindet sich genau an den Stellen, wo die Röhren-

schenkel eingelassen sind, je ein anderthalbfach durchbohrter Hahn, der einmal so gestellt werden kann, , daß, nachdem die Enden eines durchgeschnittenen Gefäßes, z. B. der Carotis des Pferdes über die Endstücke der Messingröhre festgebunden sind, das Blut durch die Oeffnung beider Hähne ungestört die Messingröhre passieren kann. Mit Hilfe von Zahnrädern können aber auch beide Hähne gleichzeitig so gedreht werden , daß das Blut gezwungen ist, das U-förmige Glasrohr zu durchlaufen. Bei der scharfen Markierung der Grenze zwischen Sodalösung und Blut kann man so die Zeit bestimmen, die das Blut zum Durchlaufen der Glasröhre, deren Länge bekannt ist, braucht. Indes ergibt diese Methode nur einen unteren Grenzwert für die Geschwindigkeit der Blutströmung, denn einmal muß die in Ruhe befindliche Sodalösung durch den Blutstrom erst in Bewegung gesetzt werden, wodurch ein Teil der Geschwindigkeit verzehrt wird, ferner erzeugt das enge Glasrohr mit seiner Krümmung selbst einen nicht unerheblichen Widerstand. Die Stromuhr (Fig. 21), gewissermaßen eine verbesserte Modifikation des Hämodromometer, mißt die Blutmenge, die in bestimmter Zeit durch ein Glasgefäß von bekanntem Rauminhalt hindurchgeht. Zwei oben durch einen gemeinschaftlichen Hals C verbundene birnförmige Glasgefäße K und K′, deren Inhalt bis zu einer Marke bestimmt ist, sind unten in eine Messingscheibe c c′ gefaßt, die auf der genau abgeschliffenen Oberfläche eines in zwei Röhren auslaufenden Messingstückes b b′ wasserdicht um 180⁰ drehbar ist. Durch die Messingscheibe und das Messingstück gehen Kanäle, welche die Verbindung des Hohlraumes der Glasröhre mit den Röhren des Messingstückes herstellen. Das eine Rohr a wird in das zentrale, das andere a′ in das peripherische Ende einer durchschnittenen Arterie, z. B. Carotis vom Hund, eingebunden, sodaß der Blutstrom beide Flaschen durchsetzen kann. Die an das peripherische Gefäßende anstoßende Glasbirne K′ ist mit defibriniertem Blut, die andere K mit Oel gefüllt. Sobald das Blut aus dem zentralen Gefäßende in das Oelgefäß einströmt, wird das Oel fortgetrieben und verdrängt das defibrinierte Blut aus der anderen Birne in den peripherischen Teil des Blutgefäßes. Sobald die vorher mit Blut erfüllte Birne ganz mit Oel gefüllt ist, dreht man den Apparat mit Hilfe eines Knopfes um 180⁰, dadurch kommt nun die jetzt mit Oel gefüllte Birne wieder mit dem zentralen Gefäßende in Verbindung, es wird wiederum das Oel durch das einströmende Blut in die andere Birne verdrängt u. s. f. Die Zeit, die verfließt, bis die eine Birne infolge der eindringenden Blutmenge ihren Oelinhalt in die andere entleert hat, mißt die Geschwindigkeit, mit der die Blutmasse in der betreffenden Gefäßprovinz (hier Carotis des Hundes) sich bewegt. Aus den Bestimmungen von Ludwig und Dogiel er-

Fig. 21.



Ludwig's Stromuhr.

gibt sich für die Carotis des Hundes eine Geschwindigkeit von 270—490, im Mittel von 380 mm.

Andere Apparate lassen auch die zeitlichen Schwankungen der Strömungsgeschwindigkeit erkennen. Vierordt's Hämotachometer (1858) besteht aus einem kleinen hohlen, mit starker Sodalösung gefüllten Kästchen, in dessen Seitenwänden sich je ein konischer Röhrenansatz findet, der in das zentrale resp. peripherische Ende eines Blutgefäßes eingebunden wird, sodaß der kleine Apparat in den Lauf des Blutstromes eingeschaltet ist. In dem Kästchen hängt ein kleines Pendel vertikal herab, das durch eine in die vordere Wand des Kästchens eingelassene Glasscheibe von außen sichtbar ist. Läßt man aus dem Gefäß das Blut in den Apparat strömen, so wird das Pendel abgelenkt und zwar um so stärker, je schneller das Blut hindurchströmt. Schärfer und bequemer als dieses jedesmal erst empirisch zu graduierende „Strompendel" ist der Hämodromograph von Chauveau und Lortet; er besteht aus einer Metallröhre, die ebenfalls zwischen die Enden eines durchgeschnittenen Gefäßes eingeschaltet wird. Die Röhre hat eine kleine viereckige, durch eine Kautschukplatte verschlossene Oeffnung; durch diese Platte ist, etwa bis in die Mitte des Gefäßlumens hineinreichend, ein ruderförmiges Plättchen hindurchgesteckt, dessen außerhalb des Gefäßes befindliches freies Ende die Ablenkungen, die durch den Blutstrom dem in der Röhre befindlichen kürzeren Hebelarm des Plättchens erteilt werden, in vergrößertem Maßstabe, zweckmäßig mittelst Luftübertragung durch eine Marey'sche Kapsel (Fig. 9, T, S. 37), auf eine vorbeibewegte berußte Papierfläche aufzeichnet. Beim Pferde fand sich so in den großen Arterien nahe dem Herzen während der Systole eine Geschwindigkeit von 520 mm, am Anfang der Diastole 220 mm und am Ende derselben unmittelbar vor der nächsten Systole sogar nur 150 mm. Bei angestrengter Arbeit kann die Blutgeschwindigkeit, die in der Aorta des Pferdes rund 500 mm beträgt, nach Zuntz maximal bis auf das 5fache ansteigen, bei mäßiger Arbeit nur bis auf 680 mm.

Endlich hat neuerdings, nach A. Fick's Vorgang, v. Kries den Plethysmographen (Fig. 19, S. 62) zur Geschwindigkeitsmessung verwertet. Der mit Luft gefüllte Zylinder, der das betreffende Glied (Unterarm oder Fuß mit Unterschenkel) aufnimmt, um das die Gummimanschette luftdicht schließt, ist bei L durch einen Stopfen verschlossen, während B mit einem Gasbrenner verbunden ist. Je schneller das Blut in den Arm strömt, desto plötzlicher wird das Gas aus dem Zylinder in den Gasbrenner ausgetrieben, desto größer wird die Zuckungshöhe der Flamme. Durch photographische Registrierung der Flammenbewegung erhält man die Kurve für die Strömungsgeschwindigkeit (Tachogramm), „Flammentachographie". Während der Kammersystole steigt die Kurve steil an, um während der Diastole abzufallen; im abfallenden Teil zeigt sie eine stärkere und mehrere schwächere Elevationen, ähnlich wie am Sphygmogramm (Fig. 18, S. 61).

Dauer des Kreislaufes. Die Geschwindigkeit der Blutströmung unterliegt an den verschiedenen Stellen des Gefäßsystems einem außerordentlichen Wechsel ihrer Größe. Es fragt sich nun, wie lange Zeit braucht ein Blutteilchen, um von einem Punkt des Körpers auslaufend innerhalb der Gefäßbahnen zu demselben Punkt wieder zurückkehren zu können. Man nennt

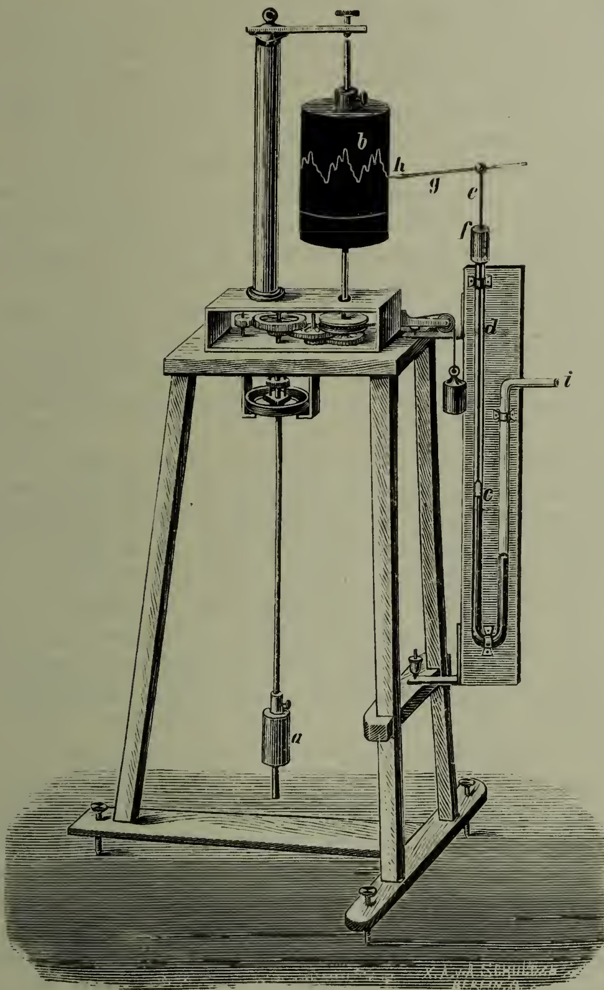
diese Zeit wohl auch die Umlaufzeit des Blutes. Diese Frage hat Eduard Hering (1829) in scharfsinniger Weise gelöst. Die Umlaufzeit entspricht derjenigen Zeit, die ein Teilchen der dem Blute zugesetzten Probeflüssigkeit für den einmaligen ganzen Kreislauf auf dem kürzesten der möglichen Wege und in der axialen Schicht größter Geschwindigkeit (S. 51, 65) sich bewegend braucht. Hering injizierte Pferden in das zentrale Ende der V. jugularis ext. eine Lösung von Ferrocyannatrium, einem in mäßiger Gabe unschädlichen Salz, das mit Eisenchlorid das auch noch in denkbar größter Verdünnung scharf erkennbare Berlinerblau gibt. Das Blut aus der Jugularvene der anderen Seite floß durch einen Hahn einer eingebundenen Kanüle in mit Eisenchlorid beschickte, von 5 zu 5 Sekunden gewechselte Näpfchen. Nun wurde geprüft, wann zuerst Ferrocyansalz aus dieser Vene als der dem Ausgangspunkte gleichwertigen Stelle wieder zum Vorschein kam. So fand sich beim Pferde diese Zeit im Mittel zu etwa 31 Sekunden. Vierordt (1858) hat die Methode dadurch wesentlich verbessert, daß er die Näpfchen auf eine mit gleichmäßiger Geschwindigkeit rotierende Scheibe, etwa wie die Trommel des Kymographion (Fig. 22, b, S. 69), anbrachte, sodaß nach je $^1/_2$ Sekunde ein neues Näpfchen unter die Ausflußkanüle rückte. So fand er die kürzeste Umlaufzeit des Blutes bei Hunden zu 15—17, bei Ziegen zu 14, bei Kaninchen zu 8 und beim Eichhörnchen zu $4^1/_2$ Sekunden und berechnete daraus für den Menschen die Umlaufzeit des Blutes auf etwa 23 Sekunden; die mittlere Umlaufzeit ist, wie v. Kries mit Recht betont, offenbar viel größer, annähernd doppelt so groß (S. 65), als diese für die kürzeste Kreislaufsdauer gefundenen Werte.

Druck oder Spannung des Blutes im Gefäßsystem. Sind Druckdifferenzen im Gefäßsystem die Ursache der kontinuierlichen Strömung des Blutes, des Kreislaufes (S. 57), so muß der Druck im Gefäßsystem von den Arterien durch die Kapillaren nach den Venen successive abnehmen und in den dem Herzen benachbarten Hohlvenen bis auf eine verschwindende Größe absinken. Dieser Hauptsatz der Weber'schen Kreislauflehre ist in der Tat durch die Blutdruckmessungen bestätigt worden (Fig. 20, S. 64). Da nach hydrodynamischen Prinzipien der Druck in einer Flüssigkeit sich überallhin gleichmäßig fortpflanzt, also an allen Punkten eines gegebenen Röhrenquerschnittes derselbe ist, mißt man manometrisch den Seitendruck (S. 52), d. h. den Druck, den das Blut gegen die Gefäßwand ausübt.

Hales (1733) bestimmte den Druck, indem er, wie bei der Messung des Ausflußdrucks in starren Röhren (S. 51), das Blut selbst in einer mit dem Gefäß seitlich kommunizierenden vertikalen Glasröhre in die Höhe steigen ließ; das Blut steigt so lange auf, bis der Druck der Blutsäule im Manometer der Spannung des Blutes im Gefäßrohr das Gleichgewicht hält. Poiseuille (1828) bediente sich eines zweischenkligen, mit Quecksilber gefüllten Manometers, dessen kürzerer Schenkel mittelst eines Ansatzstückes mit einer Arterie zentralwärts verbunden wurde. Er nannte die Vorrichtung: Blutdruckmesser, Hämodynamometer. Um bei der Druckbestimmung den Blutlauf nach den Kapillaren nicht zu stören, fügte C. Ludwig (1847) das Manometerrohr mittelst einer ⊢-förmigen Kanüle seitlich in die Arterie ein, sodaß der Apparat ge-

wissermaßen einen Seitenzweig bildet, auf den die strömende Blutmasse wirkt, und füllte zur Verhinderung der Blutgerinnung die Kanüle bis zur Quecksilberoberfläche mit starker Soda- oder Magnesiumsulfatlösung (S. 11). Da ferner der Blutdruck fortwährend auf- und abschwankt, und zwar so rasch, daß das

Fig. 22.



Kymographion von Ludwig.

Auge der auf- und absteigenden Quecksilbersäule kaum zu folgen vermag, machte Ludwig aus dem Hämodynamometer ingeniös einen Registrierapparat, indem die Quecksilbersäule im Manometer ihre Schwankungen selbst aufzeichnete. Dies war die erste Anwendung der autographischen Methode in der Physiologie. Den Apparat nannte Ludwig Kymographion oder Wellenschreiber (Fig. 22). Auf dem Quecksilberspiegel des längeren Manometer-

schenkels d schwebt ein kleiner Glas- oder Elfenbeinzylinder c, der oben in einen Stahldraht übergeht. Dieser „Schwimmer" c bewegt sich in einer leichten Führung f; oben bei e trägt er eine Zeichenfeder g, welche die Bewegung des Schwimmers, also auch die Schwankungen der Quecksilbersäule mittelst der Spitze h auf eine durch ein Uhrwerk mit gleichmäßiger Geschwindigkeit in Rotation erhaltene, berußte Trommel b verzeichnet. Das Kymographion gibt im allgemeinen die Werte des Mitteldruckes richtig an, nur ungenau die Höhe und den zeitlichen Ablauf der Einzelschwankungen, wie sie den Pulswellen entsprechen, weil die Quecksilbersäule, die Sodalösung und das in die Verbindungsröhre systolisch eingetriebene, diastolisch austretende Blut als träge Massen sich nicht schnell genug bewegen, um den raschen Druckschwankungen im Gefäßsystem folgen zu können.

Als geeigneter zur treuen Wiedergabe nicht nur der Druckwerte und deren Schwankungen, sondern auch des zeitlichen Verlaufes derselben haben sich die elastischen Manometer „Tonographen" erwiesen, die nach dem Prinzip von Marey's Registriertrommel (Fig. 9, T, S. 37) Hürthle sowie Gad und Cowl konstruiert haben, nur daß sie, anstatt mit Luft, mit Flüssigkeit (Soda- oder Bittersalzlösung) gefüllt sind, deren Masse möglichst klein gewählt wird. Jener verwendet eine Kapselmembran von höchstens 7 mm Durchmesser, diese, anstatt der Gummimembran, ein kleines kreisförmig gewelltes Blechplättchen.

Beim Menschen bestimmt man nach v. Basch den arteriellen Blutdruck, indem man das sogen. Sphygmomanometer, eine mit Luft erfüllte Kautschukkapsel, die mit einem Bourdon'schen Metallmanometer verbunden ist, auf die Arterie aufdrückt, bis eben peripher von der Applikationstelle der Puls aufgehoben ist; dann übersteigt der Druck in der Kapsel den zeitigen Arteriendruck um ein Geringes. Genaue absolute Werte lassen sich hiermit nicht gewinnen. Bei Gärtner's Tonometer, der den Blutdruck am Finger schnell zu ermitteln gestattet, liegen nach Untersuchungen von Neu die Werte zu hoch und entsprechen anscheinend dem maximalen dort herrschenden Druck.

Den Druck in den Kapillaren suchen Roy und Graham Brown durch die Höhe einer Wassersäule zu bestimmen, welche die Kapillaren eben verschließt, d. h. das Gewebe blaß macht.

Da der Druck in den Arterien einer stetigen Schwankung unterworfen ist, mit jeder Systole des Herzens ansteigt, in der Diastole wieder absinkt, da der Druck ferner mit den Phasen der Atembewegungen, wie später gezeigt werden wird, steigt und fällt, so ist die Bestimmung der absoluten Druckhöhe nicht angängig, man muß sich mit der Bestimmung des Mittels aus diesen Druckschwankungen an einer und derselben Gefäßstelle, des sogenannten mittleren Blutdruckes begnügen. Dieser beträgt in der Carotis des Pferdes 150 bis 190 mm Quecksilber, bei Hunden, je nach deren Größe, 120 bis 170 mm, beim Schaf und Kalb etwa 170 mm, bei der Katze 150 mm, beim Kaninchen 90 bis 110 mm Hg. Der Druck wächst also im allgemeinen mit der Körpergröße. Beim Menschen schätzt man den Druck in der Aorta auf etwa 180 mm Hg, entsprechend 2·4 m Wasser; in der Radialis hat man ihn beim Erwachsenen nur zu 100 bis 120 mm Hg gefunden. Junge und sehr alte Individuen haben einen niederen Blutdruck als Individuen

mittleren Alters; nach Zuntz und Cohnstein ist der arterielle Druck bei Säugetierföten kaum halb so groß als bei Neugeborenen. Der Blutdruck ist ferner bei Kaltblütern erheblich kleiner als bei Warmblütern, so beträgt er im Aortenbogen des Frosches rund 25 mm Hg. Vom Herzen bis in die kleineren Arterien, in die sich noch eine Kanüle zur Druckmessung einführen läßt, nimmt der Druck höchstens um $^1/_4$ ab. Durch die vielfache Teilung und stetig zunehmende Verengerung der kleinen Arterien wird, wie die Pulswelle (S. 56), so auch der Blutdruck verringert. Auf dem Wege durch die kleinen und kleinsten Arterien stellt sich ein ungeheurer Widerstand der Blutströmung entgegen; hier vor allem und dann auch in der engen Lichtung der Kapillaren wird ein so beträchtlicher Teil der von den Herzkontraktionen stammenden Druckkraft des Blutes verzehrt, daß jenseits der Kapillaren, in den Venenanfängen der Druck nur noch rund $^1/_{15}$ derjenigen Höhe beträgt, welche er in den größeren und mittleren Arterien behauptet hatte. Der ganze Herzdruck bis auf etwa den 15. Teil ist in den kleinsten Arterien und in den Kapillaren zwecks Ueberwindung der dort vorhandenen Widerstände verloren gegangen. Kries fand den Kapillardruck am Ohr zu 20 mm Hg, also zu etwa $^1/_9$ des Aortendrucks.

In den Venen nimmt der Druck zentralwärts, d. h. nach dem Herzen zu schneller ab als in den Arterien peripheriewärts, d. h. in der Richtung nach den Kapillaren zu. So beträgt er beim Schaf in der V. cruralis 11 mm, in der V. brachialis 9 mm, in der V. facialis ext. 0·3 mm Hg. Infolge dieser so ungeheuren Druckdifferenz im Arterien- und Venensystem sieht man aus einer angeschnittenen Arterie das Blut mehrere Fuß hoch im Strahle herausspritzen, während es aus der verletzten Vene langsam ausläuft. Theoretisch sollte in den Hohlvenen beim Uebergang in den rechten Vorhof der Blutdruck = 0 sein, weil hier keine Widerstände mehr zu überwinden sind, indes findet man hier bei unversehrtem Brustkasten sogar einen negativen Druck, d. h. der Druck des Blutes auf die Gefäßwand ist kleiner als der Atmosphärendruck, infolgedessen wird das Blut aus den dem Herzen benachbarten Venen aspiriert. So beträgt der Druck in der V. jugularis und V. subclavia dicht am Bildungswinkel der V. anonyma —0·1 bis —0·6 mm Hg (Fig. 20 bis D_1, S. 64) und kann nach Sußdorf gelegentlich bis auf —2 mm Hg sinken. Diese Ansaugung des Blutes nach dem Herzen übt der bei jeder Einatmung sich erweiternde Brustraum auf die in ihm verlaufenden Endstücke der Hohlvenen aus; doch kann das Verständnis hierfür erst bei der Lehre von den Atembewegungen gewonnen werden.

Die graphische Darstellung dieses von den Arterien durch die Kapillaren nach den Venen stetig abnehmenden Druckes liefert Fig. 20 (S. 64).

Der Maximaldruck in den Kammern muß den Maximaldruck in der Aorta bezw. Pulmonalis überbieten, denn sonst würde eben

der sich kontrahierende Ventrikel sein Blut nicht in die Aorta einpressen können (S. 42). Die systolische Druckzunahme in der Carotis beträgt nach Bestimmungen von A. Fick und Hürthle beim Kaninchen $^1/_4$—$^1/_3$, beim Hund $^1/_3$—$^2/_5$ und beim Pferd nach Zuntz sogar bis zu $^1/_2$ des diastolischen Druckwertes. Demnach ist die Pump- oder Druckkraft des systolischen Herzens als eine recht beträchtliche anzusehen; mittels einer troikartähnlichen, durch die Herzwand eingestochenen Kanüle, die außen mit einem Manometer verbunden wurde, bestimmte Magini den Druck im Innern des Herzens „intrakardialer Druck" für die rechte Kammer zu 64 (diastolisch) bezw. 92 mm Hg (systolisch), für die linke Kammer zu 145 bezw. 180 mm Hg.

Der mittlere Blutdruck ist keine konstante Größe, sondern unterliegt leicht Schwankungen. Drei Faktoren sind hierauf von Einfluß. 1. Die Frequenz und die Stärke der Herzkontraktionen. Durch eine größere Frequenz der Systolen kann die ausgeworfene Blutmenge erhöht werden; ebenso kann bei ungeänderter Frequenz durch stärkere Kontraktion die gleiche Blutmenge unter höherem Druck ausgeworfen werden. Jedes der Momente und vollends beide zusammen erhöhen, wenn alles übrige gleich bleibt, den mittleren Blutdruck. Umgekehrt wird bei der Herabsetzung eines oder beider Momente, wie z. B. bei der Reizung des N. vagus (s. dort), der Blutdruck herabgesetzt. 2. Der Widerstand in den Gefäßen; erhöht sich dieser, so steigt ceteris paribus auch der mittlere Blutdruck und umgekehrt. Kontrahieren sich die Ringmuskeln der kleinen und kleinsten Arterien, so steigt infolge der so erhöhten Widerstände der mittlere Blutdruck in den Arterien an, zugleich wird aber auch dadurch mehr Blut durch die Kapillaren und Venen nach dem Herzen zu getrieben und dieses vermag dann eine größere Blutmenge auszutreiben, was noch weiter den Druck erhöhen würde. 3. Der Füllungzustand des Gefäßsystems; je geringer dieser, um so niedriger der Blutdruck. Diese drei Faktoren stehen in beständiger Wechselwirkung und regulieren sich gegenseitig. Erleidet der eine derselben eine Störung, so treten (innerhalb gewisser Grenzen) die anderen kompensierend ein. Dadurch wird bewirkt, daß der Blutdruck immer eine bestimmte Höhe einnimmt, sie weder allzu sehr überschreitet, noch allzu sehr darunter sinkt, und daß er Störungen, wenn sie nicht allzu groß sind, ausgleicht.

Stellt das Herz seine Schläge vollkommen ein, so sinkt der Blutdruck außerordentlich stark bis zu einem sehr niedrigen Wert von 10 bis 15 mm Hg; dieser entspricht der Spannung des ruhenden Blutes. Daß nunmehr überhaupt noch ein nachweisbarer (positiver) Druck vorhanden ist, kann nur darin seinen Grund haben, daß die im Gefäßsystem enthaltene Blutmenge größer ist, als das Gefäßsystem fassen kann, wenn seine Wandungen sich im elastischen Gleichgewicht befinden, daß mit anderen Worten das Gefäßsystem mit Blut überfüllt ist (S. 55). Die Ueberfüllung der Arterien in der Norm, im Verein mit ihrer Kontraktilität, ist auch,

wie schon Harvey bekannt war, der Grund, weshalb nach eingetretenem Herzstillstand die Arterien, indem sie zurückfedern und das in ihnen enthaltene Blut austreiben, in der Leiche zumeist einen nur geringen Blutgehalt aufweisen.

Die regulierende Wirksamkeit der oben genannten drei Faktoren zeigt sich besonders bei Blutentziehung und Bluttransfusion (S. 29). Sobald man einem Tiere $^1/_7$ seiner Blutmenge ($= ^1/_{100}$ des Körpergewichts) entzieht, sinkt der Mitteldruck nach Ronsse nur für kurze Zeit ab und steigt allmählich wieder an. Es beruht dies zumeist auf einer durch die Kontraktilität der Gefäßwandungen ermöglichten Anpassung der Gefäße an die Verringerung der Gesamtblutmenge, z. T. auch nach Johansson und Tigerstedt darauf, daß die Energie der Herzkontraktionen infolge der Blutentziehung zunimmt und nach einiger Zeit so der Druck stabil erhalten wird. Erst bei einem Verlust von $^2/_5$ der Blutmenge bleibt der Druck dauernd niedrig. Ist der Blutverlust noch größer, etwa $^2/_3$—$^3/_4$ der Gesamtmenge, so sinkt der Druck immer tiefer, und sehr bald stellt das Herz seine Pulsationen überhaupt ein. Daß die eventuell noch unter diesen Umständen lebensrettende Wirkung des transfundierten Blutes zumeist auf der Füllung des Gefäßsystems durch das eingeführte Flüssigkeitsvolumen und auf dem dadurch bedingten Ansteigen des Blutdruckes und sekundärer Steigerung der Herzenergie beruht, ergibt sich daraus, daß nach Kronecker und Sander eine Infusion von $^3/_4$ proz. Kochsalzlösung, wenigstens für die nächsten 24 Stunden, ebenso lebensrettend wirkt.

Alles, was für den Körperkreislauf bislang erörtert worden ist, hat in gleicher Weise auch Geltung für den Lungenkreislauf. Auch hier ist der Druck am größten in den Lungenarterien, sinkt außerordentlich auf dem Weg durch die Kapillaren und wird in den Lungenvenen in der Nähe der Einmündung in den linken Vorhof ein wenig negativ. Immerhin ist an sich der Druck in den Lungenarterien gering; aus den vorliegenden Beobachtungen berechnet Tigerstedt im Mittel beim Hund etwa 20 mm Hg, bei der Katze etwa 18 mm, beim Kaninchen etwa 12 mm. Man hat auch versucht, eine bestimmte Verhältniszahl zwischen der Größe des Pulmonalis- und des Aortendruckes aufzustellen. Die angegebenen Zahlen der verschiedenen Beobachter sind aber so ungleich, daß sie nur das eine lehren, daß eine solche fixe Verhältniszahl sich nicht aufstellen läßt, und daß insbesondere der Aortendruck große Schwankungen aufweisen kann, ohne daß das Gleiche an der Pulmonalis zu beobachten wäre. Es ist also der kleine Kreislauf innerhalb weiter Grenzen vom großen unabhängig. Der maximale Druck in der rechten Kammer ist natürlich höher als der mittlere Druck in der Lungenarterie, aber an sich auch sehr niedrig. Erwägt man indessen, um wieviel geringer die Widerstände auf der kurzen Bahn durch die Lungen gegenüber denen des vielmals größeren Strombettes der Körperkapillaren sind, so erscheint das begreiflich, und damit steht auch das bereits erwähnte Faktum im Einklang, daß die rechte Herzwand kaum halb so dick als die linke ist (S. 32).

Blutbewegung in den Venen. In den Venen, deren Wandungen große Dehnbarkeit, aber leichte Zusammendrückbarkeit be-

sitzen, ist bei normaler Blutbewegung der Druck schon so gering, daß die kleinsten Widerstände genügen, die Entleerung der Venen zu behindern, zur Stauung des Blutes und damit zu einer verringerten Geschwindigkeit des Blutlaufes in den Venen zu führen. Beim aufrechten Stehen und bei herabhängenden Armen muß das Blut in den Extremitäten sich von der Peripherie zentralwärts, also entgegen der Schwere bewegen, daher es schon unter normalen Verhältnissen, besonders bei Individuen, die eine stehende Beschäftigung betreiben, leicht zu Stauungen in den Venen im Gebiete der V. saphena und zu konsekutiven Ausweitungen der schlaffen Venenwände kommt, ein Umstand, den nach K. Bardeleben der Muskelreichtum der Venen der Unterextremitäten zum Teil ausgleicht. Von dem störenden Einfluß der Schwere auf die Blutbewegung in den Venen kann man sich leicht überzeugen, wenn man einmal den Arm eine Minute schlaff herunterhängen läßt und ihn dann vertikal erhebt. Im ersten Fall wird die Hand rot bis blaurot, die sonst kaum sichtbaren Venen auf dem Handrücken und in der Haut des Vorderarms treten als deutliche, prall gefüllte Stränge hervor, zum Zeichen, daß infolge der verlangsamten Blutbewegung eine Stauung des Venenblutes sich ausgebildet hat. Wird dann der Arm vertikal erhoben, sodaß die Blutbewegung in der Richtung der Schwere und begünstigt durch diese stattfindet, so entleeren sich die Venen schnell, die Hand erscheint wieder blaß, das Venenblut bewegt sich mit beschleunigter Geschwindigkeit. Es würde daher leicht zu fast dauernden Stauungen im Venensystem infolge der Muskelkontraktionen und der damit bewirkten Kompression der Muskelvenen kommen. Dies wird, wie schon Lusitanus (1547) gelehrt hat, durch die in den Extremitätenvenen von Strecke zu Strecke vorhandenen Klappen verhütet. Die Venenklappen, aus Bindegewebe bestehend, das reichlich mit elastischen Elementen durchsetzt und auf der freien Oberfläche mit einer Endothelschicht bekleidet ist, sind so gebaut, wie die Taschen- oder Seminularklappen (S. 41), und einander paarig gegenübergestellt: der Hohlraum der Tasche sieht nach dem Herzen zu. Diese Klappen fehlen einmal da, wo kein Druck auf die Venen von außen stattfinden kann, also in den Venensinus des Gehirns und in den Knochenvenen, ferner bei den meisten Säugetieren in denjenigen Venen, welche die Pfortader zusammensetzen: V. lienalis, mesenterica sup. und inf., nach Koeppe das Gebiet der klappentragenden langen Darmvenen ausgenommen. Die Venenklappen finden sich in besonderer Ausbildung an den unteren Extremitäten, aber auch in den vom Kopf herabführenden Venen. In den Extremitäten kommt den Venenklappen folgende Bedeutung zu: Kontrahieren wir z. B. die Beinmuskeln, so werden die darin gelegenen Venen komprimiert. Infolge davon strebt das Blut in den Venen von der gedrückten Stelle sowohl nach unten als nach oben auszuweichen. Das abwärts strebende Blut fängt sich in den Klappen, genau ebenso wie in den halbmondförmigen Klappen am Aortenursprung (Fig. 13, S. 41), diese stellen sich und

schließen das Lumen der Vene durch Aneinanderlagerung ihrer freien Ränder in der Mitte des Gefäßrohrs ab: das Blut kann nicht abwärts resp. peripheriewärts, sondern nur vorwärts, d. h. nach dem Herzen zu fließen, und so wird die Zirkulation in den Venen durch die Bewegung der willkürlichen Muskeln, von denen (außer im Schlaf) abwechselnd bald diese bald jene in Tätigkeit kommen, kräftig unterstützt.

In der sitzenden, noch mehr in hockender Lage des Körpers ist nach Braune das Venensystem entspannt; bei Streckung und Dehnung des Rumpfes und Erhebung der oberen Extremitäten wird es dagegen gedehnt und erweitert und übt dann eine ansaugende Wirkung auf das Blut.

Eine andere Hilfskraft für die so leicht Störungen unterworfene Blutbewegung in den Venen gibt die ansaugende Kraft, die Aspiration, die auf die Endstücke der Hohlvenen durch die Atmung stattfindet (S. 71).

Zur Beförderung der Blutbewegung in den Venen finden sich endlich an Stellen, wo dem Kreislauf besondere Schwierigkeiten in den Weg gelegt sind, Teile, die unabhängig vom Herzen pulsieren, Hülfs- oder akzessorische Herzen, so das sog. Kaudalherz an der Schwanzvene des Aals, die rhythmisch pulsierenden Venen „Venenherzen" in der Flughaut der Fledermaus u. a.

Größe der Arbeitsleistung des Herzens. Die erste approximative, auch jetzt noch im wesentlichen zutreffende Berechnung der Herzarbeit hat, nach dem Vorgange von Daniel Bernoulli (1750), Robert Mayer in scharfsinniger Weise angestellt. Die Arbeit A, die der linke Ventrikel bei jeder Systole leistet, besteht darin, daß er eine Blutmenge q in die Aorta wirft entgegen den dort bestehenden Widerständen, welche durch die Druckhöhe des Blutes in der Aorta h gegeben sind; sie ist daher gleich der Arbeit des Emporhebens der Blutmenge q auf die Höhe h. Für den Menschen beträgt q 0·08 kg (S. 44), h = 180 mm Hg (S. 70) oder 2·3 m Blut[1]), also A = 0·08 × 2·3 Kilogrammmeter (kgm) = 0·184 kgm[2]).

Bei einer Pulszahl von 70 in der Minute:

A_m = 70 × 0·184 kgm . .	= 12·88 kgm
Arbeit des rechten Ventrikels etwa $^1/_3$ so groß (S. 73) .	= 4·29 „
Arbeit der Vorhöfe, zusammen auf $^1/_{10}$ der der linken Kammer zu veranschlagen	= 1·29 „
Also Gesamtarbeit des Herzens in der Minute	= 18·46 kgm

1) Da 1·06 das spez. Gewicht des Blutes (S. 8), 13·6 das des Quecksilbers ist, so sind 180 mm Hg = $180 \cdot \frac{13{\cdot}6}{1{\cdot}06}$ = 2300 mm oder 2·3 m Blut.

2) Die Arbeit, die dazu aufgewendet wird, dem Blut die in der Aorta herrschende Geschwindigkeit zu erteilen, kann außer Betracht bleiben, weil sie nur etwa $1^1/_2$ pCt. obiger Arbeitsleistung entspricht. Nur bei übermäßiger Muskelarbeit und dadurch sehr beschleunigtem Kreislauf erfordert die Erteilung der Blutgeschwindigkeit nach Zuntz fast $^1/_3$ der ganzen Herzarbeit.

Für 24 Stunden beträgt sie 24 × 60 × 18·46 = 26583 kgm.

Für das Herz des Pferdes würde, da q 0·47 kg (S. 44) beträgt, sein

$$A = 0{\cdot}47 \text{ kg} \times 2{\cdot}3 \text{ m} = 1{\cdot}081 \text{ kgm}$$

und bei einer Pulszahl von 36 in der Minute:

A_m = 36 × 1·081	= 38·92 kgm
Für den rechten Ventrikel 1/3 davon (S. 73) .	= 12·97 „
Für die Vorhöfe	= 3·89 „
Arbeit des Herzens in der Minute	= 55·78 kgm

Also für 24 Stunden: 24 × 60 × 55·78 = 80323 kgm, somit ist die Arbeit des Pferdeherzens nur 3 mal so groß als die des Menschenherzens. Die große Arbeitsleistung des Herzens erfordert einen reichlichen Stoffverbrauch. Es sei endlich noch betont, daß bei starker Muskelarbeit die Herzleistung 2 bis 5 mal so groß werden kann, als bei Ruhe, weil die Herzfrequenz bis auf das Doppelte (S. 48), das Schlagvolumen auf das 2—3 fache zunimmt (S. 44), endlich auch die Arbeit behufs Erteilung der hohen Geschwindigkeit an das Blut einen beträchtlichen Faktor bildet[1]).

3. Die Atmung oder Respiration.

Die Trennung des Kreislaufs in zwei ungleich große Halbringe, den Körper- und Lungenkreislauf kann nicht wohl eine bloße Zufälligkeit sein. Es muß sicherlich eine tiefe Bedeutung haben, daß bei den Säugetieren und Vögeln jedes Blutteilchen, das aus der Zirkulation durch den Körper nach dem rechten Herzen zurückkehrt, nicht sofort wieder in die Aorta und deren Verzweigungen getrieben wird, vielmehr zuvor erst die Lungen passiert haben muß, ehe es wieder in den Körperkreislauf gelangt (S. 30).

Was geschieht nun mit dem Blute in den Lungen? Das Blut tritt in den Lungen mit der in diese eingesogenen atmosphärischen Luft in Austausch, nimmt aus ihr die gasigen Bestandteile, an denen es bei seinem Durchgang durch die Körperorgane Verlust erlitten, auf und gibt umgekehrt an die Lungenluft diejenigen gasförmigen Stoffe ab, mit denen als den Zersetzungsprodukten der Organe es sich während seiner Strömung durch den Körper beladen hat. Die Gesamtheit dieser Austauschprozesse zwischen Blut einerseits, Lungen- oder äusserer, atmosphärischer Luft anderseits bezeichnet man als äussere Atmung oder Respiration.

Das Leben der Tiere ist so sehr von der freien Kommunikation mit der atmosphärischen Luft abhängig, daß Tiere, denen der Luftzutritt entzogen wird, ausnahmslos in kurzer Zeit an Luftmangel zu Grunde gehen, „ersticken“.

Nun leben aber Tiere, z. B. Fische unter Wasser, also ohne daß sie mit der Luft direkt in Berührung kommen. Hier vertritt die ständige Kommunikation des Wassers mit der darüber stehenden Luft den direkten Luftzutritt. Das Wasser nimmt, wie wir sehen werden (S. 90), aus den darüber gelagerten

1) Siehe Anmerkung 2) S. 75.

Luftschichten ein gewisses Quantum Luft auf, und diese vom Wasser verschluckte absorbierte Luft ermöglicht denselben Austausch wie bei den in der Luft lebenden Tieren die Atmosphäre. Macht man Wasser durch Auskochen luftfrei, so sterben in dasselbe eingesetzte Fische binnen kurzem.

Chemismus der Atmung.

Durch später zu beschreibende mechanische Vorrichtungen wird atmosphärische Luft in die Lungen eingesogen, inspiriert, und wieder ausgehaucht, exspiriert. Beide Vorgänge, die In- und Exspirationen folgen alternierend und rhythmisch, und den Ablauf einer In- und Exspiration bezeichnet man als Atmung. Um nun die einzelnen in die Lungen aufgenommenen und von den Lungen ausgehauchten Bestandteile kennen zu lernen, ergibt sich als einfachster Weg: die Vergleichung der Zusammensetzung der atmosphärischen oder Inspirationsluft mit der der Ausatmungs- oder Exspirationsluft.

Die atmosphärische Luft ist ein Gemenge von (im Mittel)

Sauerstoff . .	20·92 Volumprozent	
Stickstoff . .	79·05 „	(davon 1·2 V.-Proz. Argon)
Kohlensäure .	0·03 „	
	100·00 Volumprozent,	

wozu je nach der Temperatur und Windrichtung sehr wechselnde Mengen Wasserdampfes hinzutreten.

Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so enthält ein Kubikmeter Luft

bei	0° C.	0 6 Volumprozent	=	4·8 g Wasser
„	10° „	1·2 „	=	9·3 g „
„	20° „	2·3 „	=	17·1 g „
„	30° „	4·0 „	=	29·4 g „
„	37° „	6·1 „	=	42·2 g „

Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so nennt man sie „feucht". Gewöhnlich enthält die Luft rund 1 Volumprozent Wasserdampf. Enthält die Luft nur $^1/_3$ des zur Sättigung (bei der betreffenden Temperatur) erforderlichen Wassergases, so ist sie bereits als sehr trocken anzusehen. Am besten befinden wir uns, wenn die Luft zu $^2/_3$ mit Wasserdampf gesättigt ist.

Zur Bestimmung der Gase in der Luft „Eudiometrie" sperrt man in einer, mit Teilstrichen für je $^1/_{10}$ ccm versehenen, sog. graduierten, am oberen Ende geschlossenen zylindrischen Glasröhre, „Eudiometer", eine gewisse Menge Luft über Quecksilber ab und läßt dann eine (an einen Draht angeschmolzene) Aetzkalikugel in den Luftraum aufsteigen; diese bindet die Kohlensäure der Luft zu kohlensaurem Kali; das Minus des alsdann konstatierbaren Luftvolumens gegen das ursprüngliche entspricht dem Volumen der darin enthaltenen CO_2. Dann läßt man in gleicher Weise eine mit pyrogallussaurem Kali getränkte Kugel von Papiermaché aufsteigen, die den Sauerstoff der Luft an sich bindet; die dadurch bewirkte Abnahme des Luftvolumens entspricht dem O_2-Gehalt der Luft, die jetzt nur noch aus N und Wasserdampf besteht. Zur Bestimmung des letzteren läßt man 2 Liter Luft langsam durch eine gewogene, mit (das Wasser energisch anziehenden) Chlorcalciumstücken gefüllte U-Röhre streichen.

Schnellere, dabei aber genügend genaue Bestimmung des Wasserdampfes ermöglichen die physikalischen Methoden der Psychrometrie, Taupunktbestimmung, und Hygrometrie.

Außerdem sind in der atmosphärischen Luft enthalten Spuren von salpetriger Säure, Ammoniak, Grubengas und sog. Sonnenstäubchen (Staub, Kieselsäure, kleinste mit dem Staub aufgewirbelte Partikelchen anorganischen und organischen Ursprungs, mikroskopisch eben sichtbare Keime organischer Wesen, deren Bedeutung als Erreger der Gärung, Fäulnis und ansteckender Krankheiten sich unserer Kenntnis mehr und mehr erschließt.)

Die ausgeatmete Luft enthält qualitativ dieselben Bestandteile: Sauerstoff. Stickstoff, Kohlensäure, Wassergas. Die Veränderungen, die sie gegenüber der Einatmungs- oder atmosphärischen Luft zeigt, sind quantitative und im wesentlichen folgende:

Die ausgeatmete Luft ist reicher an CO_2 und ärmer an O_2 als die eingeatmete. die Stickstoff-Menge dagegen ist in beiden die gleiche.

So enthielt in Versuchen beim Menschen im Mittel

in 100 Volumteilen	die Inspirations-	die Exspirationsluft	Differenz
Sauerstoff	20·81	15·89	— 4·93
Kohlensäure	0·83	4·38	+ 4·35

Die ausgeatmete Luft enthält also fast $^1/_4$ weniger O_2 als die atmosphärische Luft, ihr CO_2-Gehalt aber ist über 100 mal größer. Es sei gleich hier die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß das aufgenommene O_2-Vol. größer ist, als das ausgeschiedene CO_2-Vol. (S. 87).

Ferner ist die ausgeatmete Luft wärmer als die atmosphärische, und zwar hat sie. da sie aus dem Körperinnern kommt, auch annähernd die Temperatur des Körpers, etwa + 37° C. Es wird also zur Erhebung der kälteren Inspirationsluft auf die Temperatur des Körpers von diesem Wärme abgegeben, und zwar um so reichlicher, je kälter die atmosphärische Luft ist.

Drittens ist die Ausatmungsluft reicher an Wasserdampf als die Einatmungsluft, und zwar ist sie für ihre Temperatur von 37° C. mit Wasserdampf gesättigt. sodaß beim Uebertritt in die kältere Außenluft ein Teil des Wasserdampfes sich in Nebelform als tropfbar flüssiges Wasser niederschlägt. Das Blut verdampft also in den Lungen beträchtliche Mengen Wassers. Nach Pettenkofer und Voit werden in 24 Stunden bei Körperruhe mindestens 800, bei starker Körperarbeit bis 2000 g Wasser von den Lungen und der Haut eines erwachsenen Mannes ausgehaucht, von den Lungen allein bei Ruhe etwa 400 g.

Das Volumen der ausgeatmeten Luft erscheint größer als das der eingeatmeten. Indes ist diese Volumenzunahme nur Folge der erhöhten Temperatur und der dadurch bedingten Expansion der Gase (O_2, N_2, CO_2) und Wasserdämpfe. Reduziert man das Volumen der Ausatmungsluft auf die zeitige niedere Temperatur und Trockenheit der Atmosphäre, also der Inspirationsluft, so findet man jenes noch etwas kleiner als dieses.

Frei ist die Ausatmungsluft von allen festen Partikelchen (Sonnenstäubchen u. A., s. o.), indem diese auf der Schleimhaut

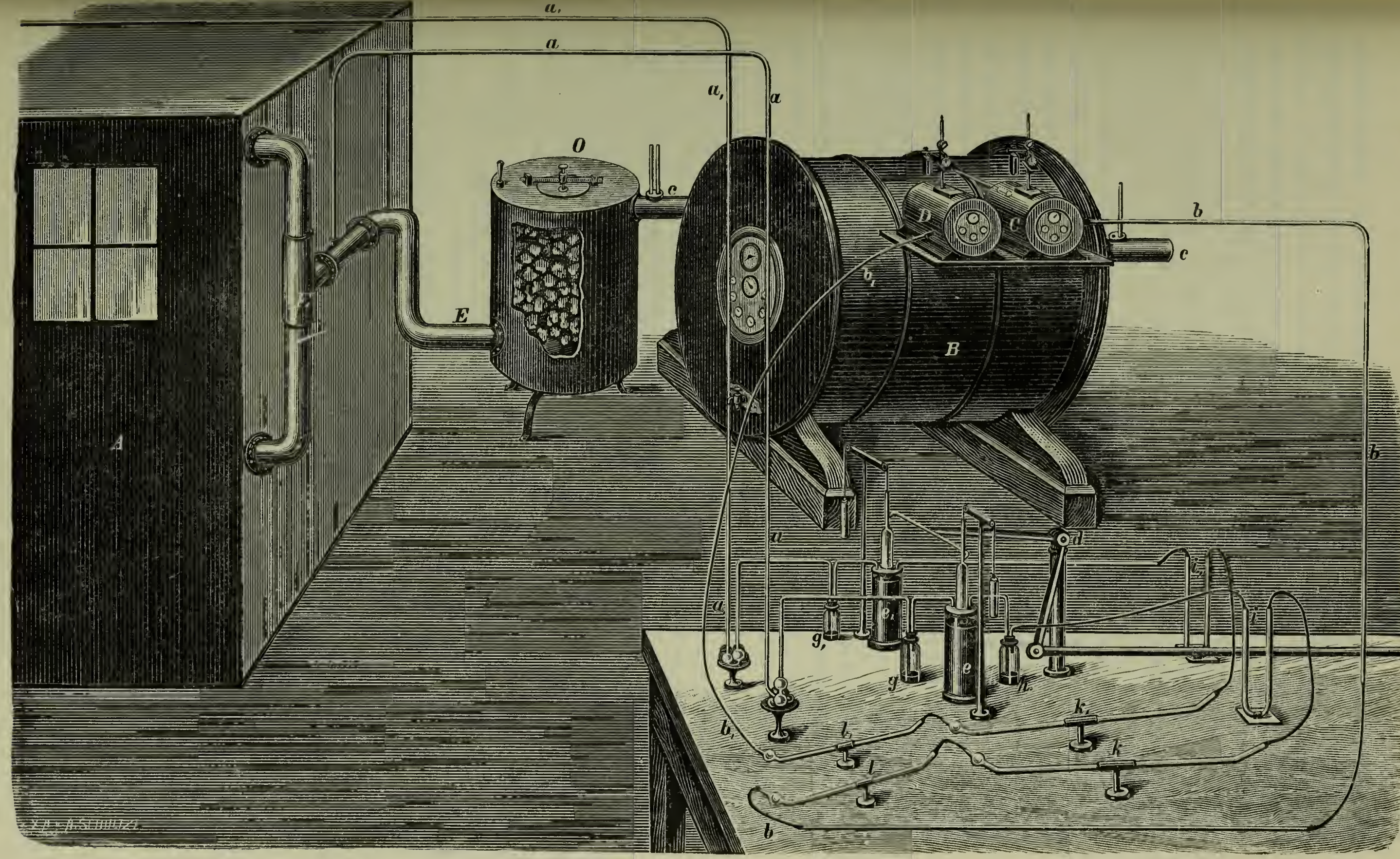
der feuchten Luftwege fixiert und durch die Bewegung der der Schleimhaut aufsitzenden Flimmerepithelien großentheils nach außen befördert werden.

Die ersten drei Unterschiede kann man mit einfachen Hilfsmitteln nachweisen. Atmet man durch ein Rohr in eine mit klarem Kalk- oder Barytwasser beschickte Flasche aus, so sieht man schon nach wenigen Exspirationen das Wasser durch Entstehung eines feinkörnigen Niederschlages von kohlensaurem Kalk oder Baryt sich milchig trüben. Die Temperatur der Ausatmungsluft stellt man fest, indem man in ein Glasrohr ausatmet, in dessen seitlich angebrachtem Schenkel ein Thermometer steckt, dessen Kuvette in das Lumen des Rohres hineinragt. Da die Ausatmungsluft mit Wasserdampf gesättigt ist, so schlägt sich dieser in Tropfenform nieder, sobald man einen kälteren Gegenstand, z. B. eine Glasplatte oder eine blanke Metallfläche anhaucht.

Um die Größe des respiratorischen Gaswechsels festzustellen, sind eine Reihe von Methoden ersonnen worden, von denen nur die vorzüglichsten hier Erwähnung finden mögen.

Atmet ein Tier, wie dies in den Versuchen bis auf Dulong und Despretz (1842) der Fall gewesen ist, in einem abgeschlossenen Luftraum, so atmet es in jedem folgenden Augenblick eine Luft ein, die CO_2 und Wasser enthält, welche das Tier selbst ausgehaucht hat. Es ergibt dann die Bestimmung der Zusammensetzung der Luft am Ende des Versuchs nicht das direkte Resultat des Atmungsprozesses; zudem wird mit der fortschreitenden Verschlechterung, welche die abgeschlossene Luft durch die Ausatmungsprodukte erleidet, der Gaswechsel selbst erheblich modifiziert. Es ist also nötig, dem abgeschlossenen Behälter, in dem sich das Versuchstier befindet, stets nach Bedarf neue Luft zu- und die durch das Atmen veränderte Luft beständig abzuführen, d. h. den Behälter dauernd zu ventilieren. Dergleichen Vorrichtungen, Respirationsapparate, haben Regnault und Reiset (1849) und im großartigen Maßstabe v. Pettenkofer (1862) konstruiert. Regnault und Reiset's Apparat eignet sich nur für kleine Tiere, (kleiner Hund, Kaninchen, Katze). Er besteht aus einer luftdicht abgeschlossenen und auf konstanter Temperatur gehaltenen Glocke, in welche das Versuchstier gesetzt wird. Mit Hilfe eines rhythmisch arbeitenden Balanciers wird die Luft in der Glocke beständig mit konzentrierter Kalilauge gewaschen, die sich in einem Flaschenpaar befindet. Durch Heben der einen Flasche fließt die darin enthaltene Kalilauge aus, und an ihre Stelle wird Luft aus der Glocke angesogen. Die abfließende Kalilauge füllt die gleichzeitig sich senkende andere Flasche, und dadurch wird die darin enthaltene Luft in die Glocke zurückgetrieben. In dem Maße, wie die Kohlensäure absorbiert wird, strömt Sauerstoff aus einem Gasometer unter geringem Ueberdruck nach. Der Apparat hat den Uebelstand, daß bei der großen Zahl seiner Verbindungen es seine Schwierigkeit hat, ihn vollkommen dicht zu halten. Doch könnte infolge des in der Glocke A unterhaltenen geringen Ueberdruckes höchstens von der Glockenluft etwas nach außen dringen, niemals aber Außenluft in die Glocke eindringen. Endlich wird von der Exspirationsluft nur CO_2 fixiert, nicht aber die von der (unreinen) Hautoberfläche herrührenden, aus flüchtigen Fettsäuren bestehenden gasigen Ausdünstungen, welche die Luft in einem abgeschlossenen Raume schnell stinkend machen und als Erreger der Uebelkeit in schlecht ventilierten Räumen gelten. Der große Vorzug des Apparates besteht darin, daß er eine

Fig. 23.



Respirationsapparat von Pettenkofer.

direkte Bestimmung der O_2-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung gestattet. F. Hoppe-Seyler ist es auch gelungen (1894) den Apparat in einer für Versuche am Menschen geeigneten Größe herzustellen.

Der Respirationsapparat von v. Pettenkofer (Fig. 23, S. 80) besteht aus einer Eisenblechkammer A von fast 13 cbm Inhalt, in der selbst große Thiere (Menschen, Pferde, Rinder) sich lange Zeit aufhalten können. Durch diese Kammer hindurch wird mit Hilfe einer mächtigen, von einer Dampfmaschine getriebenen Luftpumpe stetig ein Luftstrom (17 bis 75 cbm in der Stunde) hindurchgesogen. Die aus der Kammer oben und unten durch ein Rohr E herausgesogene und mit den Ausatmungsprodukten beladene Luft, wird in O (mit Wasser getränkte Bimssteinstücke) mit Wasserdampf gesättigt, und ihr Gesamtvolumen dann durch eine große Gasuhr B gemessen. Durch eine Zweigleitung a wird mittelst einer gleichfalls von der Dampfmaschine bedienten Pumpe e ein aliquoter Anteil der Ausatmungsluft zunächst zu einem mit konz. Schwefelsäure gefüllten Kugelapparat, welcher den Gehalt an Wasserdampf zu bestimmen gestattet, während Kohlensäure an Barytwasser gebunden wird (Röhre k und l), und dann durch das Rohr b zu einer kleineren Gasuhr C getrieben, welche das Volumen dieses untersuchten Luftanteils mißt. Die aus der Kammer herausgesogene Luft wird durch solche ersetzt, welche von außen durch die Tür- und Fensterfugen eindringt; auch von dieser Außenluft wird durch eine Zweigleitung a_1 eine Probe mittelst der Pumpe e_1 entnommen und genau so wie der durch a streichende Anteil der Kammerluft analysiert. Hat man nun so festgestellt, in welcher Weise die Ausatmungsluft gegen die äußere Luft in Bezug auf CO_2- und H_2O-Gehalt verändert ist, so kann man, da die Gesamtmenge der durch die Kammer durchgesogenen Luftmenge an der Gasuhr B und die Größe des durch die Zweigleitung a durchgestrichenen und analysierten Luftvolumens an der Gasuhr C sich direct ablesen lässt, berechnen, welche quantitative Gesamtveränderung die Luft während der Versuchsdauer durch das in der Kammer A atmende Tier erfahren hat. Diese Methode, so scharf sie an sich ist, leidet indes einmal an dem Mangel, daß die untersuchte Luftprobe einen nur kleinen Teil, etwa $^1/_{4000}$ der gesamten herausgesogenen Luftquantität ist, daher selbst die unvermeidlichen analytischen Fehler durch Multiplikation mit 4000 zu erheblichen Werten anschwellen. Zudem wird nur die Menge der ausgehauchten Kohlensäure und des Wasserdampfes bestimmt, der Sauerstoffgehalt, wie bei der organischen Analyse nur indirekt, durch Differenzrechnung. Die Differenz zwischen dem Anfangsgewicht des Versuchsobjektes plus aller direkt bestimmten Einnahmen desselben, minus aller Ausgaben und des Endgewichtes, ergibt die Sauerstoffaufnahme; auf diese häufen sich somit alle Fehler.

Die Respirationskammer von Sondén und Tigerstedt, ein Zimmer von etwa 100 cbm Inhalt, setzt wegen ihrer Grösse die Versuchsperson unter Bedingungen, die den natürlichen mehr gleich kommen. Es können sogar mehrere Personen zugleich darin Platz finden, sodass man daraus Mittelwerte bestimmen kann. Der Apparat gestattet aber ebenfalls direkt nur die Kohlensäureproduktion zu bestimmen, nicht auch den Sauerstoffverbrauch.

Nach gleichem Prinzip, nur noch vervollkommneter ist der große Apparat von Atwater und Rosa gebaut.

Nach dem Prinzip des Pettenkofer'schen Apparates haben Henne-

berg und Stohmann für grössere landwirtschaftliche Nutztiere Respirationsapparate angegeben. Für mittelgroße Hunde und kleinere Tiere hat C. Voit den Pettenkofer'schen Apparat in kompendiöser Form zweckmäßig hergestellt.

Befindet sich das ganze Tier in einem Respirationsapparat, so erhält man in den Atmungsprodukten die gasförmigen Ausscheidungen von den Lungen und der Haut (mit den Darmgasen) zusammen. Soll nur der Gaswechsel der Lungen untersucht werden, so nimmt das Versuchsindividuum eine luftdicht schließende Gesichtsmaske vor Mund- und Nasenöffnung, und nur die Maske wird mit dem Apparat in Verbindung gesetzt (C. Ludwig hat eine ähnliche Schnauzkappe auch bei Hunden angewendet). Beim Menschen verfahren Zuntz und Geppert so, daß sie das Versuchsindividuum, dessen Nasenlöcher mittelst einer federnden Klemme verschlossen werden, durch ein an die Lippen luftdicht angepaßtes Gummimundstück frei aus der Luft atmen lassen; der durch ein Ventil getrennte Ausatmungstrom passiert eine Gasuhr, die das gesamte ausgeatmete Volumen mißt, von dem ein aliquoter, genau bestimmter Teil abgesogen und auf seinen Gehalt an O_2 und CO_2 (S. 77) untersucht wird. Diese Methode hat, weil sie bequem und von hinreichender Genauigkeit ist, große Verbreitung gefunden. Auch für Wassertiere hat Zuntz einen Apparat nach den Prinzipien von Regnault und Reiset angegeben. Man gewinnt so alle Daten für den O_2-Verbrauch und die CO_2-Ausscheidung.

Unter den gasförmigen Ausscheidungsprodukten der Tiere hat man auch Wasserstoff und Grubengas (CH_4) gefunden, und zwar besonders bei Herbivoren in nicht unbeträchtlicher Menge; höchst wahrscheinlich sind beide auf die per anum ausgestoßenen Dickdarmgase sowie nach Tacke auf resorbierte und durch die Lungen ausgeschiedene Darmgase zurückzuführen; letzteres findet besonders bei Wiederkäuern statt. Regnault und Reiset haben auch eine Zunahme des gasförmigen Stickstoffs in der Gesamtausatmungsluft gefunden, und zwar betrug diese Ausscheidung von gasförmigem Stickstoff bei den Carnivoren einen nur geringen Wert, einen desto grösseren bei den Herbivoren. Indes scheint dies nur auf Verunreinigung ihres Sauerstoffs beruht zu haben, der nur sehr schwer absolut frei von Stickstoff zu erhalten ist, oder auf Diffusion von Stickstoff aus der Atmosphäre oder endlich auf per anum ausgestoßenen Stickstoff. Nach den Untersuchungen von H. Leo scheiden Kaninchen, die zur Verhütung jeder Stickstoff-Diffusion aus der Atmosphäre ganz in lauwarmes Wasser versenkt wurden, durch die Lungen höchstens $^1/_3$—$^1/_2$ mg Stickstoff pro Kilo Tier und Stunde aus, aber selbst diesen niedrigen Wert betrachtet Leo als noch zu hoch.

Bei der Kritik des Regnault-Reiset'schen Apparates wurde bemerkt, dass darin sich leicht gasförmige Ausscheidungen ansammeln, welche für die Tiere schädlich sein sollen. Die Frage nach der Giftigkeit der Ausatmungsluft ist dann mehrfach geprüft worden. Während die einen die Giftigkeit behaupteten, gestützt auf Versuche, bei denen Einspritzung des kondensierten Atmungswassers schwere Vergiftungserscheinungen hervorrief, wurde sie von anderen ganz geleugnet oder auf Anhäufung von Kohlensäure zurückgeführt. Formanek klärte dann die widersprechenden Resultate der Tierversuche dahin auf, daß die Käfigluft giftig wirkendes Ammoniak enthalte, entstanden aus der Zersetzung von Urin und Fäces, daß aber in der Ausatmungsluft von gesunden Menschen und Tieren keine giftigen Stoffe sich finden.

Was die mittlere 24-stündige Gesamtausscheidung an Kohlensäure und Gesamtaufnahme an Sauerstoff bei Körperruhe anlangt, so sind diese, so weit sie von Regnault und Reiset, Pettenkofer und Voit, Grouven und Henneberg, Zuntz u. a. festgestellt sind, für die Hauptvertreter der uns interessierenden Tierspezies nachstehend angeführt.

	Körpergewicht in kg	O_2 in g	CO_2 in kg
Ochs	600	7950	10900
Pferd	450	3900	5200
Mensch	75	750	900
Schaf	70	840	1010
Hund	15	430	460
Katze	2·5	60	64
Kaninchen	2	44	56
Huhn	1	29	31
Frosch	0·03	0·05	0·045

Der Einfluß der Tierspezies auf die Intensität des Atmungsprozesses, gemessen durch die Grösse der CO_2-Ausscheidung und O_2-Aufnahme, ist unverkennbar, wenn die obige Tabelle auf die Körpergewichtseinheit (1 kg) reduziert wird. Schon daraus erhellt, dass die Atmungsintensität nicht dem Körpergewicht parallel läuft.

Es nehmen auf pro Kilogramm Tier und 1 Stunde:

	O_2 in g	$\frac{CO_2}{O_2}$
Katze	1·01	0·77
Hund	1·19	0·77
Kaninchen	0·92	0·92
Huhn	1·19	0·93
Kleine Singvögel . . .	11·64	0·78
Frosch	0·07	0·76
Maikäfer	1·02	0·81
Mensch	0·42	0·86
Pferd	0·35	0·91
Ochs	0·55	0·99
Schaf	0·49	0·98

Demnach schwankt der Sauerstoffverbrauch für die Gewichtseinheit der verschiedenen Tiere unter denselben Bedingungen innerhalb weiter Grenzen. Kleinere Tiere haben ceteris paribus eine größere Atmungsintensität als größere. Die stärkste Atmung zeigen die Vögel und zwar eine desto größere, je kleiner sie sind. Während die kleinen Singvögel die intensivste Atmung haben, in der gleichen Zeit fast 10 Mal so viel Sauerstoff verbrauchen, als z. B. Hühner, ist die Lebhaftigkeit der Atmung bei den Kaltblütern

ausserordentlich gering. Ein ruhender Mensch von 75 kg verbraucht auf das Kilogramm pro Stunde 0,4 g O_2. Im allgemeinen stossen wir bei den Kaltblütern auf ein geringes, bei den Warmblütern auf ein sehr großes Sauerstoff-Bedürfnis, auf das größte bei den kleinen Singvögeln. Daher auch der verschiedene Erfolg, wenn man z. B. Warm- und Kaltblüter gleichzeitig in einen luftverdünnten Raum bringt, der im gleichen Volumen weniger O_2 enthält als die Aussenluft. Während bei geringem O_2-Gehalt ein Meerschweinchen binnen kurzer Zeit in Krämpfe verfällt und schnell zu Grunde geht, kann ein Frosch selbst in einem O_2-freien Raum viele Stunden am Leben bleiben.

Ebenso können Warmblüter die Absperrung der Luft nur ganz kurze Zeit ohne Schaden vertragen. Dauert die Absperrung einige Minuten, so gehen sie, in der Regel unter Krämpfen, zu Grunde, sie ersticken. Atmen Tiere eine Atmosphäre mit 50 bis 70 pCt. Sauerstoff, so zeigt sich, wie dies Regnault und Reiset bereits festgestellt haben, keine wesentliche Aenderung der respiratorischen Verhältnisse; ungeachtet der gegenüber der atmosphärischen Luft $2^1/_2$ bis $3^1/_2$ Mal so großen O_2-Spannung wird in der Zeiteinheit nicht mehr O_2 aufgenommen, als aus gewöhnlicher Luft, und ebenso bleibt die Größe der CO_2-Ausscheidung unverändert. Welches sind nun die Folgen der Herabsetzung des Sauerstoff-Gehaltes in der Atemluft? Der Sauerstoff-Gehalt kann bis auf $^2/_3$ sinken, sodass nur 14 Volumproz. O_2 in der Luft enthalten sind, ohne daß eine merkliche Schädigung zu beobachten wäre; sinkt der O_2-Gehalt aber noch mehr, bis 10 pCt., so zeigen sich beim Menschen schon ernstliche Beschwerden, Atemnot „Dyspnoe“, und bei einem O_2-Gehalt von 7 pCt. ($^1/_3$ Atmosphärendruck) tritt bald früher, bald später der Tod ein. Bei noch weiterer Abnahme des O_2-Gehaltes der Atemluft bis zu 3 Volumenproz. tritt bei Kaninchen schon nach 20 Minuten Erstickung, „Suffokation“, ein.

Neuere mit sorgfältiger Methodik angestellte Versuche von Durig haben bestätigt, daß die Größe der Sauerstoffaufnahme, wie der Kohlensäureausscheidung innerhalb sehr breiter Grenzen von dem Sauerstoffgehalt der Einatmungsluft unabhängig ist.

Nach Paul Bert ist Sauerstoff von hoher Spannung allen Organismen, tierischen wie pflanzlichen, schädlich. Sobald der Sauerstoff eine Spannung von über 200 cm Hg erreicht (in gewöhnlicher Luft beim Druck von 13 Atmosphären), gehen die Tiere unter Krämpfen zu Grunde.

Alle Momente, welche, wie gleich erörtert werden soll, die Kohlensäure-Ausscheidung ansteigen bezw. absinken lassen, in erster Linie die Muskeltätigkeit, beeinflussen in gleicher Weise den Sauerstoff-Verbrauch. Bei sehr angestrengter Muskeltätigkeit kann die O_2-Aufnahme (nach Katzenstein) auf das 8—9 fache gegenüber der Ruhe ansteigen.

Größe der Kohlensäure-Ausscheidung unter verschiedenen Bedingungen. Die ausgehauchte Kohlensäure-Menge steigt mit dem Kohlenstoffreichtum der Nahrung: bei vege-

tabilischer Nahrung ist sie größer als bei Fleischnahrung, bei Fettkost kleiner. Beim Hungern sinkt die ausgehauchte Kohlensäure-Menge rasch (innerhalb 24 Stunden) auf einen Wert herab, auf dem sie sich dann längere Zeit konstant erhält.

Im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme (und der Darmarbeit) steht es wohl, daß die Kohlensäure-Ausscheidung eine tägliche Periode hat, in gleicher Weise wie die Pulsfrequenz: sie zeigt den relativ niedrigsten Wert am Morgen, steigt des Vormittags über langsam an und erreicht nach der in der Regel auf Mittag treffenden Hauptmahlzeit ihr Maximum, um dann gegen Abend wieder abzunehmen und durch die Abendmahlzeit wieder eine Zunahme zu erfahren.

Weiter zeigt die Kohlensäure-Ausscheidung Abhängigkeit von Alter, Geschlecht und Konstitution. Bei Männern, als den muskelangestrengteren Individuen, ist sie grösser; bei beiden Geschlechtern ist sie im jugendlichen Alter (sowohl auf die Gewichtseinheit, wie auf die Oberflächeneinheit berechnet) grösser, im Greisenalter geringer als im mittleren (Mannes-) Alter; in den ersten Lebenstagen ist sie gering und nimmt bis zum dritten Monat zu, wo sie den größten Wert erreicht. Kleinere Tiere scheiden ceteris paribus per Kilogramm mehr CO_2 aus als große.

Von mächtigstem Einfluß auf die Kohlensäure-Ausscheidung erweisen sich die Muskelbewegungen. Nach Zuntz und Lehmann atmet ein gesundes Pferd in 1 Stunde bei Ruhe etwa 203 g CO_2 aus, bei anhaltender Muskelbewegung (Arbeitsleistung) dagegen in der gleichen Zeit 1050 g CO_2, also mehr als das Fünffache. Beim Menschen kann sogar sehr angestrengte Muskeltätigkeit (Bergsteigen) nach Katzenstein, im Einklang mit älteren Angaben von Smith, die CO_2-Ausscheidung bis auf das 8fache gegenüber der Ruhe in die Höhe treiben. Wie die Körperarbeit, steigert nach Zuntz und v. Mering auch die Darmarbeit, d. h. die Tätigkeit der Darmmuskeln (und Darmdrüsen) während der Verdauung die CO_2-Abgabe und zwar nach Rubner und Magnus-Levy am stärksten nach Genuß von Eiweiß, reichlich auch nach Genuß von Kohlehydraten, am wenigsten nach Fettgenuß.

Umgekehrt nimmt im Schlaf, wo bis auf das Herz und die Muskeln, welche die Atembewegungen unterhalten, alle übrigen Körpermuskeln ruhen, auch die Kohlensäure-Menge erheblich ab, und zwar nach Tigerstedt um etwa 30 pCt. Zur Ruhe des überwiegenden Teils der Körpermuskulatur im Schlaf kommt auch noch die Nahrungsabstinenz (Fortfall der Darmarbeit) während des Schlafs hinzu, um die Grösse der CO_2-Ausscheidung bis auf den niedersten Wert herabzudrücken.

Den Einfluß der Außentemperatur auf die Kohlensäure-Ausscheidung anlangend, haben Ludwig und Pflüger gezeigt, daß, wofern bei wechselnder Außentemperatur die Eigenwärme der Tiere konstant bleibt, bei kalter Umgebungstemperatur etwas mehr, bei höherer Lufttemperatur etwas weniger CO_2 exspiriert wird. Die

größere CO_2-Produktion bei Erniedrigung der Temperatur ist aber nach Loewy von Muskelspannungen oder Zittern abhängig.

Erhöhung des Luftdruckes, Atmen in komprimierter Luft bis zu $2^1/_2$ Atmosphärendruck bedingt keinen wesentlichen Unterschied in der O_2-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung.

Starke und plötzliche Erniedrigung des Luftdruckes (Atmen der Tiere unter der Glocke der evakuierenden Luftpumpe) führt zum Tode, und zwar nach Hoppe-Seyler dadurch, daß infolge der Verminderung des Atmosphärendruckes ein Teil der Blutgase (hauptsächlich N_2 und CO_2) frei wird, und diese Gasblasen, da sie in den Lungenkapillaren stecken bleiben, den Blutlauf durch die Lungen und somit den Gasaustausch zwischen Lungenblut und Lungenluft sistieren; daher gehen die Tiere unter den Zeichen der Erstickung zu Grunde. Aus dieser Erfahrung ergibt sich die praktische Regel, überall da, wo wie bei Taucher- und Caissonarbeiten (Fundierung von Brückenpfeilern) und beim Bergbau zeitweise in verdichteter Luft gearbeitet wird, den Uebergang dieser zur atmosphärischen Luft langsam und allmählich vor sich gehen lassen.

Endlich soll auch das Licht von Einfluß auf die Kohlensäure-Ausscheidung sein. Im Dunkeln hauchen Frösche und Säugetiere weniger Kohlensäure aus als im Licht. Indes ist dieser Einfluß ein indirekter, dadurch bedingt, daß im Dunkeln die Tiere sich weniger bewegen und schlafsüchtiger werden als im Hellen.

Einfluß der Zahl und der Tiefe der Atemzüge. Atmet man langsam und tief, so enthält das Volumen jeder einzelnen Ausatmung mehr CO_2 (bis zu 5·7 pCt.), als wenn man wie gewöhnlich atmet (im Mittel 4·34 pCt. CO_2), aber die Gesamtmenge von CO_2, die in der Zeiteinheit ausgehaucht wird, ist kleiner, als die bei gewöhnlicher Frequenz und Tiefe der Atmung ausgeschiedene Menge. Atmet man schnell, so enthält die Luft jeder einzelnen Ausatmung, weil der Austausch zwischen Lungenblut und Lungenluft nur kürzere Zeit stattgefunden, weniger CO_2, die Gesamtmenge von CO_2 in der Zeiteinheit aber ist grösser, als bei gewöhnlicher Atmung, weil die relativen CO_2-Mengen der einzelnen Exspirationen nicht so stark abnehmen, als die Atmungsfrequenz zunimmt. Hält man die Luft 100 Sekunden lang in der Lunge, so kann nach Vierordt und Becher der CO_2-Gehalt der Ausatmungsluft, also auch der Lungenluft bis auf 8 Volumproz. ansteigen, darüber hinaus nimmt der CO_2-Gehalt nur noch höchstens um $^1/_2$ pCt. zu. Alle diese Aenderungen der Atemmechanik haben nur Einfluß auf die Entleerung der im Körper bereits gebildeten CO_2, sind dagegen auf die CO_2-Bildung im Körper, also auf die innere oder Gewebsatmung (S. 98) ohne jeden Einfluß.

Teilte Vierordt eine Exspiration in zwei möglichst gleiche nach einander aufgefangene Portionen, so fand er in der, aus den größeren Luftkanälen stammenden ersten Hälfte: 3·7, in der zumeist Alveolarluft enthaltenden zweiten Hälfte: 5·4 Volumproz.

Respiratorischer Quotient. Schon die Vergleichung der Zusammensetzung der Inspirationsluft mit der der Exspirationsluft

(S. 78) lehrt, daß das Minus des Sauerstoffs in der Ausatmungsluft gegenüber der Einatmungsluft größer ist als das Plus der Kohlensäure in letzterer gegenüber ersterer. Wäre CO_2 die einzige Form, in welcher der eingeatmete O_2 wieder aus dem Körper austritt, so müßte das Volumen des aus der Inspirationsluft verschwundenen O_2 dem der in der Exspirationsluft überschüssigen CO_2 gleich sein; denn, wenn Kohlenstoff in einem bestimmten Volumen O_2 verbrannt wird, so nimmt die entstandene CO_2 genau das gleiche Volumen ein, wie vorher der O_2. Bei Karnivoren wird ausnahmslos viel weniger CO_2 ausgeatmet als dem verschwundenen O_2 entspricht. Es muss also ein Teil des O_2 zu anderen Zwecken als zur Oxydation des Kohlenstoffs zu CO_2 verbraucht werden, zweifellos zur Oxydation anderer Substanzen, nämlich des Wasserstoffs der organischen Verbindungen. Bei Herbivoren dagegen erscheint annähernd ebenso viel oder nur um ein Geringes weniger CO_2 in der Ausatmungsluft, als diese an O_2 verarmt ist. Dem entspricht auch die Tatsache, daß bei Pflanzenfressern und bei vegetabilischer Nahrung durch die Gesamtatmung (vergl. Tabelle, S. 83) mehr O_2 in Form von CO_2 ausgeschieden wird, als bei animalischer (Fleisch-) Nahrung; bei Pflanzenfressern beträgt das Volumenverhältnis der ausgeschiedenen CO_2 zu dem aufgenommenen O_2 oder der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$, von Pflüger als „respiratorischer Quotient“ bezeichnet, 0·9—1·0, bei Fleischfressern nur 0·75—0·8 (vergl. Tabelle, S. 83, Stab 2). Die Omnivoren stehen auch in dieser Hinsicht zwischen den Karni- und Herbivoren; so beträgt beim Menschen der respir. Quotient im Mittel 0·82, wird bei vorwiegender (kohlehydratreicher) Pflanzenkost grösser, 0·88, bei vorwiegender Fleischkost kleiner, 0·78, am kleinsten bei Fettkost, 0·71. Bei hungernden Tieren, ob Karni-, Omni- oder Herbivoren, wird der respiratorische Quotient gleich (0·73), zum Beweise, daß bei hungernden Tieren die Oxydationen auf Kosten der Bestandteile (Fleisch und Fett) ihres Leibes selbst unterhalten werden.

Alle organischen Nährstoffe brauchen, wenn sie im Körper oxydiert werden, dieselbe Sauerstoff-Menge, als wenn sie an der Luft verbrennen. Die Kohlehydrate, z. B. Traubenzucker $C_6H_{12}O_6$, enthalten an sich so viel Sauerstoff, als erforderlich ist, all ihren H in H_2O zu verwandeln, sie bedürfen also nur Sauerstoff, um C zu CO_2 zu oxydieren, so braucht Zucker 6 Mol. $O_2 = O_{12}$ und dabei entstehen ebenfalls 6 Mol. CO_2, also ist das Vol. des aufgenommenen O_2 gleich dem Vol. der gebildeten CO_2, somit $\frac{CO_2}{O_2} = 1$. Die Fette dagegen, z. B. Olein $C_{57}H_{104}O_6$, enthalten wenig O und viel H: es müssen noch 80 Mol. $O_2 = 160$ O aufgenommen werden, um (neben 52 Mol. H_2O 57 Mol. CO_2 ($= C_{57}O_{114}$) zu bilden, also ist $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{57}{80} = 0{\cdot}71$. Komplizierter liegen die Verhältnisse beim Eiweiß, weil dessen C nur zum Teil bis zu CO_2 oxydiert wird, ein anderer Teil nur bis zur Stufe des Harnstoffs. Hier hat sich durch eine

etwas umständlichere Berechnung der respiratorische Quotient zu 0·79 ableiten lassen.

Nunmehr gilt es zu zeigen, wie die Veränderungen, welche die Ausatmungsluft gegenüber der Einatmungsluft darbietet, zu Stande kommen. Dies führt uns auf das Atemorgan der Tiere. Schon bei der Betrachtung des die Lungen eines lebenden Tieres durchsetzenden Blutes fällt der Farbenunterschied des in die Lungen eintretenden und des austretenden Blutes auf. Das Blut der (venöses Blut führenden) Lungenarterie sieht dunkelrot, karmoisinrot (in dünnen Schichten grün „dichroitisch") aus, während das aus den Lungen zum linken Herzen zurückkehrende Blut der Lungenvenen hellrot, scharlachrot aussieht und noch in dünnster Schicht ein deutliches Rot mit einem Stich ins Gelbe zeigt. Daß die helle resp. dunkle Farbe des Blutes nur dem reichen resp. geringeren Sauerstoff-Gehalt zu verdanken ist, lässt sich dadurch erweisen, daß man durch Einleiten von Sauerstoff oder durch Schütteln mit Luft das dunkle Blut wieder hellrot, arteriell machen kann. Ferner ergibt auch die Untersuchung der Blutgase (S. 92), daß in der Tat das hellrote Blut mehr Sauerstoff (und weniger Kohlensäure) enthält als das dunkelrote. Man bezeichnet das hellrote Blut, weil es, die Lungen ausgenommen, in den Arterien des Körpers kreist, als „arteriell" und das dunkle Blut, weil es, ebenfalls wieder von den Lungen abgesehen, die Venen des Körpers erfüllt, als „venös". Die Farbenänderung des die Lungen durchströmenden Blutes, zusammengehalten mit den chemischen Aenderungen der Ausatmungsluft gegen die Einatmungsluft, macht es wahrscheinlich, daß beide der Effekt eines Austausches zwischen dem in die Lungen getriebenen venösen Blut und der Lungenluft sind.

Bau der Lungen. Die Lungen des Menschen und der Säugetiere sind nach dem Typus der alveolären Drüsen gebaut. Geht man von dem einfachsten Typus, der Amphibienlunge aus, so lassen sich diese auf Hohlsäcke zurückführen, die an jedem der dichotomisch von der Trachea abgehenden Bronchien sitzen, wie beim Triton, oder auf solche Säcke, deren Innenwand eine Reihe in das Lumen hineinragender größerer oder kleinerer Scheidewände trägt, die Lungenbläschen oder Alveolen, wie beim Frosch. Bei den Säugetieren verästeln sich die Bronchien außerordentlich reich zuletzt bis zu Bronchiolen (Terminalbronchien) von $^1/_5$ mm Durchmesser; diese teilen sich noch 2 bis 4 mal dichotomisch und gehen dann in schlauchartige, sich erweiternde Gänge über, und an jedem der letzteren, Alveolengang genannt, sitzt gewissermaßen ein Analogon der Froschlunge, eine Bläschen- oder Alveolargruppe, ein säckchenartiges Gebilde. Der Innenhohlraum der Lungen ist durch diese Bläschenbildungen außerordentlich vergrößert; die Gesamtoberfläche der Alveolen des Menschen berechnet sich etwa auf 90 qm und ist danach rund 50 mal größer als die Körperoberfläche. Die Lungenbläschen, etwa 0·2 mm im Durchmesser, bestehen aus einem Kuppelgewölbe von elastischen Fasern und Netzen; diese bedingen die große Dehnbarkeit und vollkommene Elastizität der Lunge. Nach innen, gegen den Hohlraum zu, liegt ihnen das äußerst dichte, engmaschige Kapillarnetz der Pulmonalarterie auf, dessen Lücken häufig enger

sind als die Lichtung der Gefäße; allerdings ist die Lichtung der Lungenkapillaren die weiteste, die überhaupt im Körper vorkommt. Die Gefäßschlingen haften nur mit einem kleinen Teil ihrer Wand der Alveolarwandung an, so daß sie mit dem größten Teil ihrer Fläche frei in den Binnenraum hineinragen. Innen wird die Alveolarwand überzogen von einem einschichtigen Plattenepithel, das da, wo es die Gefäßschlingen überzieht, zu dünnen strukturlosen Schüppchen reduziert, gewissermaßen durch den Druck des Blutes usuriert ist, „respiratorisches Epithel". Die Alveolen sind nicht durchweg blinde Endkammern, sondern sie stehen nach Hansemann häufig durch feine Oeffnungen in den Wandungen mit einander in Verbindung. Die einzelnen Bläschengruppen werden durch Bindegewebe, in dem auch glatte Muskelfasern vorkommen, zu Läppchen oder Lobuli, diese wieder durch Bindegewebschichten zu Lappen oder Lobi zusammengefaßt. Im interlobulären Bindegewebe (am reichlichsten beim Rind, weniger beim Schwein, noch spärlicher beim Pferd und Hund vorhanden) findet sich auch das bei erwachsenen Tieren nie fehlende schwärzliche Pigment. Dieses ist nach dem Funde von L. Traube in der Lunge nicht präformiert, fehlt daher in den Lungen neugeborener Tiere und wird erst aus der mit Kohlenstaubteilchen (Ruß) beladenen Atmosphäre in die Lungen eingesogen. — Die aus dem Aortenbogen entspringenden Artt. bronchiales versorgen die Wände der Bronchien; ihre Kapillaren stehen an der Grenze der Alveolen mit denen der Art. pulmonalis in Verbindung. Demnach ist die Art. bronchialis als das ernährende, nutritive, die Art. pulmonalis als das funktionelle Gefäßgebiet anzusehen. Nach Menicanti schließen die Lungen $^1/_{11}$ der Gesamtblutmenge (S. 28) ein; danach ist die respirierende Oberfläche der Blutkörperchen günstigsten Falls auf rund 250 qm zu veranschlagen (S. 24).

Die Luft in den Hohlräumen der einzelnen Alveolargruppen ist vom Blut getrennt durch das Endothelialrohr der Kapillargefäße (S. 50) und durch das zarte, dünne respiratorische Epithel. Es muß also der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft durch jene hindurch erfolgen. Diese Wechselwirkung zweier oder mehrerer durch eine poröse, feuchte Scheidewand getrennter Gase auf einander bezeichnet man als Aëro- oder Gasdiffusion.

Gesetze der Gasdiffusion. Da die Gase weder eine selbständige Form, wie die festen Körper, noch ein bestimmtes Volumen haben, wie die flüssigen Körper, vielmehr ihre Moleküle vermöge ihrer gegenseitigen Abstoßung sich immer weiter von einander zu entfernen streben, so werden, wenn man zwischen zwei Gasmassen plötzlich eine Verbindung herstellt, beide einander durchdringen, bis eine gleichförmige Mengung beider erfolgt ist. Die Kraft, mit der sich die Gasmoleküle abstoßen, und vermöge deren sie nach allen Richtungen hin gleichförmig einen Druck ausüben, bezeichnet man als Spannung des Gases. Dieser Druck wird um so größer sein, je mehr Gasmoleküle in einem gegebenen Raum sich befinden, und daraus folgt, daß die Spannung eines Gases umgekehrt proportional dessen Volumen ist (Boyle [1662]-Mariotte'sches [1676] Gesetz). Sind zwei Gase durch eine poröse Scheidewand getrennt, so findet die Diffusion beider gleichfalls statt, nur daß die Geschwindigkeit, mit der die Diffusion sich vollzieht, eine verschiedene sein wird, je nach dem spez. Gewicht der Gase; leichte Gase, wie Wasserstoff oder Leuchtgas diffundieren viel schneller als Luft oder Chlorgas oder Kohlensäuregas.

Die Anziehung zwischen Teilchen fester und gasförmiger Körper, z. B. die von atmosphärischer Luft an der Oberfläche frei liegender fester Körper oder von CO_2 resp. NH_3 durch ausgeglühte Holzkohle bezeichnet man als Adsorption der Gase, die Anziehung zwischen Gasen und Flüssigkeiten, die an sich keine chemische Attraktion auf die Gase üben, als Absorption oder Insorption der Gase durch Flüssigkeiten; nach Clausius sind die absorbierten Gasmoleküle als verflüssigt anzusehen. Läßt man zu Ammoniakgas über Quecksilber ein wenig Wasser aufsteigen, so wird das Gas vom Wasser so heftig absorbiert — 1 Vol. Wasser absorbiert bei 0^0 1050 Vol. NH_3 — daß alsbald alles Gas verschwunden ist, infolge dessen die äußere Luft das Quecksilber in der Röhre in die Höhe treibt. Je höher die Temperatur der Flüssigkeit ist, desto weniger Gas absorbiert sie; beim Siedepunkt der Flüssigkeit ist ihre Absorption gleich Null. Die Absorptionsfähigkeit der verschiedenen Flüssigkeiten für dasselbe Gas, sowie die derselben Flüssigkeit für verschiedene Gase schwankt innerhalb der weitesten Grenzen. Als Absorptionskoëffizient einer Flüssigkeit für ein Gas bezeichnet Bunsen diejenige Zahl, welche angibt, welches Volumen Gas (auf 0^0 und 760 mm Hg Barometerdruck reduziert) von 1 Vol. Flüssigkeit aufgenommen wird. Es nimmt 1 Vol. destilliertes Wasser auf:

^{0}C.	N_2	O_2	CO_2	Luft
0	0·024	0·05	1·797	0·025
15	0·017	0·035	1·002	0·018
37	0·013	0·025	0·53	0·015

Im Wasser gelöste (indifferente, d. h. mit dem Gas keine chemische Verbindung eingehende) Salze setzen den Absorptionskoëffizienten des Wassers herab und zwar um so stärker, je konzentrierter die Salzsösung ist. Das absorbierte Gasvolumen ist vom Druck unabhängig; es wird stets dasselbe Gasvolumen absorbiert, gleichviel welches der Druck ist. Da aber nach Boyle-Mariotte's Gesetz die Dichtigkeit eines Gases proportional ist dem Druck, unter dem das Gas steht, und das Gewicht gleich dem Produkt aus dem Volumen in die Dichte ist, so wird, obwohl das aufgenommene Volumen dasselbe bleibt, doch die Gewichtsmenge des absorbierten Gases mit dem Druck proportional steigen und fallen (Henry-Dalton'sches Gesetz, 1802). Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, daß ein Gas als von einer Flüssigkeit physikalisch absorbiert (im Gegensatz zu: chemisch gebunden) zu betrachten ist, wenn es daraus in Gewichtsmengen frei wird, die dem Sinken des Druckes proportional sind, daß man somit im Vakuum der Luftpumpe die absorbierten Gase freimachen kann.

Im Tierkörper haben wir es niemals mit einem Gase, sondern mit Gasgemengen zu tun, welche auf Flüssigkeiten wirken. Wenn über einer tropfbaren Flüssigkeit zwei oder mehrere Gase gleichzeitig stehen, so erfolgt die Absorption proportional dem Druck, welchen jeder der Gemengteile ausüben würde, wenn er sich allein in dem vom Gasgemenge erfüllten Raum befände, da nach dem Dalton'schen Gesetz ein Gas auf das andere keinen Druck ausübt, vielmehr ein mit einem Gase erfüllter Raum für ein zweites Gas als luftleerer Raum anzusehen ist. Dieser die Absorption der Gemengteile bedingende Druck heißt nach Bunsen der Partiär- oder Partialdruck. Der Partialdruck jedes einzelnen Gases in einem Gemenge, d. h. der Anteil am Gesamtdruck, den das betreffende Gas für sich allein ausübt, hängt von dem Volumen

ab, welches das betreffende Gas im Gemenge einnimmt. Steht also die atmosphärische Luft unter einem Druck von 760 mm Hg, so würde, da die Luft rund aus 21 Volumproz. Sauerstoff und 79 Volumproz. Stickstoff besteht $0{\cdot}21 \times 760 = 160$ mm Hg der Partialdruck sein, unter dem das Sauerstoffgas absorbiert wird, während die Absorption des Stickstoffs unter dem Druck $0{\cdot}79 \times 760 = 600$ mm Hg vor sich gehen würde. Demnach kann 1 Vol. Wasser bei 37° aus der Luft

$$\text{von } O_2 : 0{\cdot}025 \times 0{\cdot}21 = 0{\cdot}005, \text{ von } N_2 : 0{\cdot}013 \times 0{\cdot}79 = 0{\cdot}01 \text{ Vol.}$$

absorbieren.

Steht über der ein Gas z. B. CO_2 absorbiert haltenden Flüssigkeit, sagen wir Wasser, ein anderes Gas, z. B. atmosphärische Luft, so wird, da CO_2 in der Luft nur in Spuren vorhanden ist, also ihre Spannung gleich Null ist, so lange CO_2 aus der Flüssigkeit entweichen, bis die Spannungsdifferenz zwischen der CO_2 im Wasser und in dem darüber stehenden Luftraume sich ausgeglichen hat, bis also die in den Luftraum entwichene CO_2 eine gleiche Spannung mit der noch von der Flüssigkeit absorbierten erlangt. Unter Spannung einer gashaltigen Flüssigkeit versteht man den Partialdruck in Millimetern Hg, den das betreffende Gas in der umgebenden Atmosphäre ausüben muß, wenn weder Aufnahme noch Abgabe von Gas seitens der Flüssigkeit stattfinden soll.

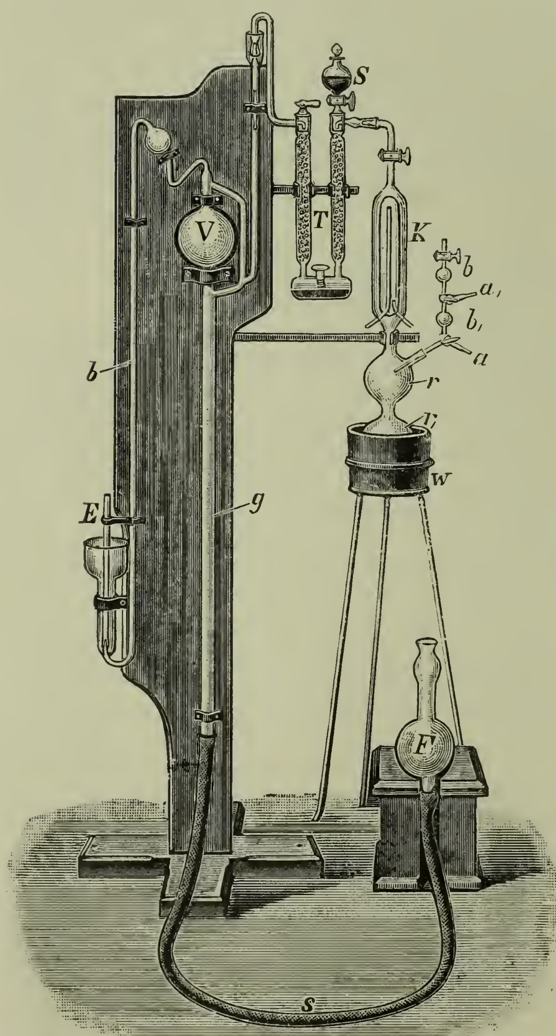
Leitet man einen Strom irgend eines indifferenten Gases z. B. Wasserstoff durch eine Flüssigkeit, so werden durch den Wasserstoff-Strom die von der Flüssigkeit absorbierten Gase mechanisch fortgerissen.

Demnach kann man aus einer gashaltigen Flüssigkeit die absorbierten Gase austreiben: einmal durch Erhitzen bis zum Sieden, dann durch Herabsetzung des Druckes, der auf der Flüssigkeit lastet, indem man das Gefäß, in dem die Flüssigkeit sich befindet, in Verbindung bringt mit einem Raum, dessen Druck man durch Auspumpen beliebig erniedrigen kann, und endlich dadurch, dass man ein anderes indifferentes Gas z. B. Wasserstoff im Strom hindurchleitet und so die absorbierten Gase mechanisch austreibt.

G e w i n n u n g d e r G a s e a u s d e m B l u t e. Der Physiker M a g n u s zeigte (1838), daß im Vakuum der Luftpumpe aus dem Blute Gase entbunden werden: Kohlensäure, Sauerstoff, Stickstoff und zwar aus dem arteriellen Pferdeblute mehr Sauerstoff als aus dem venösen und umgekehrt aus dem letzteren mehr Kohlensäure als aus ersterem. L o t h a r M e y e r stellte dann (1857) fest, daß der Sauerstoff nicht in der Druckverminderung proportionalen Mengen entweicht; erst wenn der Druck auf $^1/_{50}$ herabgesetzt wird, wird aller Sauerstoff frei. Nach dem Vorgange von H o p p e - S e y l e r mit dem T o r r i c e l l i schen Vakuum wurden dann von C. L u d w i g und dessen Schülern mittelst der Quecksilberluftpumpe eine Reihe von Blutgasanalysen ausgeführt. Die neueren Apparate (Fig. 24) sind durchweg aus Glas hergestellt, die eigentliche Gaspumpe (bVgsF) besitzt keine Hähne, das Vakuum V steht in Verbindung mit einem Gefässe T, das mit konz. Schwefelsäure (aus dem darüber befindlichen Reservoir S) getränkte Bimssteinstücke enthält und so die aus dem Blute neben den Gasen entwickelten Wasserdämpfe fixiert. Es geschieht dies aus dem Grunde, weil eine Atmosphäre, die bereits Wasserdampf enthält, langsamer andere Gase in sich eintreten lässt, als ein Vakuum, das noch keine Gase oder Dämpfe enthält. Da das Blut, sobald es aus der Ader gelassen ist, schnell seinen Gasgehalt ändert (S. 94), so wird es aus der in die

Ader eingefügten Kanüle a resp. a_1 direkt und frei von jeder Luftbeimengung mittelst des Hahns in die kleineren Glasgefässe b resp. b_1, die das Blutvolumen messen, und dann in den Doppelrezipienten r und r_1 einfließen gelassen, die zuvor durch Auspumpen luftleer gemacht sind und im Wasserbade w auf Körpertemperatur erhalten werden. Zwischen den Rezipienten und das Trockengefäß ist ein aufrechtstehender Liebig'scher Kühler K mit Wasserkühlung eingeschaltet, der das mächtige Aufschäumen des Blutes im Vakuum mäßigt. Wird dann durch Oeffnen des zwischen K und T angebrachten Glashahnes der Rezipient mit dem Vakuum von V in Verbindung gesetzt, so entweichen aus dem Blute die Gase in das Vakuum, werden in T ihres Wasserdampfes entledigt und gelangen nach V, von wo sie durch Emporheben des Quecksilbergefäßes F mittelst des Rohres b in das in einer Quecksilberwanne aufgestellte, mit Quecksilber gefüllte Eudiometerrohr E zum Zweck der Gasanalyse (S. 77) übergeführt werden.

Fig. 24.



Blutgaspumpe nach Töpler-Hagen, modifiziert von Zuntz.

Ueber die quantitativen Verhältnisse der Blutgase im Blute des Hundes ist folgendes ermittelt worden: das arterielle Blut des Hundes gibt 18·4 bis 22·6, im Mittel 21 Volumprozent (bei 0° u. 760 mm Hg-Druck) Sauerstoff an das Vakuum ab; das venöse Blut beträchtlich weniger, im Mittel 11·9 Volumprozent, doch

kann in einzelnen Venengebieten der O_2-Gehalt weit unter 11 pCt. sinken; das Erstickungsblut führt kaum noch 1 pCt. O_2. Das arterielle Blut enthält im Mittel 34 bis 40 Volumprozent CO_2, das venöse Blut 43 bis 48 Volumprozent; die höchsten Werte, fast 70 Volumprozent fand Holmgren im Erstickungsblut. Stickstoff ist im arteriellen und venösen Blut zu 1·8 bis 2 Volumprozent (davon nach Regnard und Schloesing 0·04 pCt. Argon) enthalten. Da man die Blutgase sämtlich beim Evakuieren gewinnt, könnte man die Gase im Blut für einfach absorbiert halten; indes liegen die Verhältnisse etwas verwickelter.

Daß der Sauerstoff im Blute nicht einfach absorbiert ist, geht schon aus der von Lothar Meyer festgestellten Tatsache (S. 91) hervor, daß sie beim Evakuieren aus dem Blute entweichenden Gewichtsmengen von Sauerstoff durchaus nicht dem Henry-Dalton'schen Gesetze folgen d. h. dem Druck nicht proportional sind, sowie daß entgastes Blut Sauerstoff nicht proportional dem Druck aufnimmt. Weiter zeigt sich, daß das Blutplasma resp. -Serum nicht merklich stärker O_2 absorbiert, als dies reines Wasser tut (S. 90); es könnte so das Blut bei 37 ° nur 1·5 Volumprozent Luft = 0·3 Volumprozent O_2 absorbiert enthalten. Ferner zeigt sich, daß die vom Blut aufgenommenen O_2-Mengen ziemlich genau mit denen übereinstimmen, die der Blutkörperchenbrei (S. 9) allein oder eine Lösung des in dem Blutquantum enthaltenen Hämoglobins aufzunehmen vermag. Auch geht eine Hämoglobinlösung durch Einleiten bezw. Entziehen von O_2 dieselbe Farbenänderung ein, wie das arterielle resp. venöse Blut. Es ist demnach der Sauerstoff chemisch gebunden und zwar an das Hämoglobin der roten Blutkörperchen zu einer Oxyhämoglobin genannten und durch ihre Kristallisationsfähigkeit (S. 20) ausgezeichneten Verbindung. Indes ist dies keine feste chemische, vielmehr eine lockere „dissoziable“ Verbindung, insofern sie schon zum Teil beim Trocknen der Kristalle über 0 ° und vollständig im Vakuum zerlegt wird. Bei einer solchen Verbindung fester mit gasförmigen Körpern gehört zu jeder Temperatur eine gewisse Dissoziationspannung, die um so größer ist, je höher die Temperatur, also bei Körperwärme beträchtlich größer, als bei 0 ° oder Zimmertemperatur. Durch Versuche am lebenden Tier wie mit reinen Hämoglobinlösungen haben Hüfner und Bohr gefunden, daß die Spannung des O_2 im arteriellen Blute bei Körperwärme etwa 80 mm Hg entspricht; sobald also der Partialdruck des O_2 in der Umgebung unter diesen Wert absinkt, so beim Evakuieren bis etwa zum halben Atmosphärendruck, dissoziiert O_2 um so stärker, je mehr der Partialdruck heruntergeht, bis schießlich, wenn man sich dem Vakuum nähert, aller O_2 frei wird, sodaß nur noch reduziertes Hämoglobin vorhanden ist. Bezüglich des Spektralverhaltens des sauerstoffhaltigen und sauerstofffreien, reduzierten Hämoglobins sei auf das oben (S. 21) Angeführte verwiesen. Die wirkliche Aufnahme von Sauerstoff in das Blut ist stets dem Gehalt des-

selben an Hämoglobin proportional; nach den Bestimmungen von Hoppe-Seyler u. a. bindet 1 g Hämoglobin 1·56 ccm Sauerstoff (bei 0 ° und 760 mm Hg-Druck), sodaß bei einem Durchschnittsgehalt des Blutes von 14·5 pCt. Hämoglobin 22·6 ccm Sauerstoff von 100 T. Blut gebunden werden könnten. Da aus arteriellem Blut im Mittel fast 20 Volumproz. Sauerstoff gewonnen werden, ist es nur zu $^{14}/_{15}$ mit Sauerstoff gesättigt; durch ausgiebiges Schütteln mit Luft kann nach Pflüger sein O_2-Gehalt noch um 1—2 pCt. gesteigert werden.

Kommt das Blut aus der Ader, so geht in ihm eine „Zehrung", d. h. Verzehrung des O_2 vor sich. Direkt in das Vakuum der Gaspumpe übergeleitet, gibt es eine erheblich größere O_2-Menge ab, als wenn man es, namentlich bei Körpertemperatur (ca. 40°), stehen läßt. Bleibt es längere Zeit stehen, so wird sein O_2 total verzehrt, es tritt dann der Streifen des reduzierten Hämoglobins auf. Es findet also im Blut eine innere Oxydation statt.

Etwas verwickelter gestaltet sich die Bindung der CO_2 im Blut. Nach Zuntz, Fredericq u. a. enthält das Gesamtblut absolut mindestens $^2/_6$ mehr an CO_2 als das daraus abgeschiedene Serum, also müssen auch die roten Blutkörperchen CO_2 enthalten, und zwar locker gebunden an Alkalien, um deren Besitz CO_2 und Hämoglobin nach dem Prinzip der Massenwirkung streiten. Entgast man das Blutserum im Vakuum, so erhält man den größten Teil, etwa 24 Volumprozent CO_2, und nur ein kleiner Teil, etwa 6 Volumprozent, entbindet sich erst auf Zusatz einer organischen oder Mineralsäure. Diesen letzteren kleinen Anteil muß man daher als chemisch festgebunden betrachten, etwa wie in den alkalisch reagierenden Karbonaten die Kohlensäure nur durch eine stärkere organische oder Mineralsäure ausgetrieben wird. In der Tat ist im Serum zu fast $^1/_7$ der Mineralstoffe (S. 15) Natron enthalten, und der größte Teil desselben ist an CO_2 in Form von Natriumkarbonat gebunden. Diesen Teil erhält man nach dem Entgasen des Serum, wie gesagt, durch Zusatz einer Säure. Bringt man aber entgastes Serum mit gleichfalls entgastem Blutkörperchenbrei (S. 9) zusammen, so erhält man, nur durch Auspumpen allein und ohne daß man Säure hinzuzufügen braucht, ebenfalls jene 6 Volumprozent CO_2, woraus hervorgeht, daß die Blutkörperchen die Rolle einer Säure vertreten können; man spricht in diesem Sinne von der „Blutkörperchensäure". In der Tat wirkt das Hämoglobin als Säure, insofern es nach Preyer im Vakuum aus Sodalösung CO_2 auszutreiben vermag; ähnlich verhält es sich mit Lecithin. Von den 24 Volumprozent CO_2, welche man durch einfaches Entgasen des Serum erhält, ist ein Teil einfach vom Serum absorbiert und entweicht daher proportional der Druckverminderung. Ein zweiter Anteil befindet sich in lockerer chemischer Bindung, wie schon daraus hervorgeht, daß Blutserum in Berührung mit CO_2 außerordentlich viel mehr CO_2 aufnimmt, als dies reines Wasser tut. Es steht fest, daß ein Teil dieser CO_2 an das im Serum vorhandene Natriumkarbonat Na_2CO_3 locker gebunden ist zu doppeltkohlensaurem Natron

$NaHCO_3$; diese Verbindung ist nur bei einem gewissen Druck beständig; bei Druckabnahme zerfällt, „dissoziert“ sie zu Natriumkarbonat und CO_2, die frei wird: $2\,(NaHCO_3) = Na_2CO_3 + CO_2 + H_2O$. Als weitere chemische Bindungsmittel für die CO_2 des Blutes kommen die Eiweißstoffe des Plasmas, die Globuline (S. 15) in Betracht, von denen Hoppe-Seyler und Sertoli gezeigt haben, daß sie, obgleich deutlich alkalisch reagierend, im Vakuum Sodalösung zerlegen und CO_2 entbinden, andererseits aber bei hohem Partialdruck der CO_2 imstande sind, CO_2 zu binden. Diese Doppelnatur der Eiweißstoffe ist analog derjenigen, vermöge deren sie sowohl mit Säuren als mit Alkalien feste Verbindungen (Acid- und Alkalialbuminat) zu bilden befähigt sind (S. 14).

Nach Maßgabe neuerer Forschungen ist man zu folgender Auffassung gelangt: Im Serum und in den Blutkörperchen findet sich ein gewisses Quantum $NaHCO_3$ gleichmäßig verteilt; daneben ist im Serum eine gewisse Menge Alkali an Globuline gebunden, die in dem Maße abgespalten und in Bicarbonat verwandelt wird, als die Spannung der CO_2 zunimmt; zugleich bindet das Globulin selbst etwas CO_2. Analog ist in den Blutkörperchen eine größere Menge Alkali an Hämoglobin gebunden und bereit, durch neu hinzutretende CO_2 abgespalten zu werden. Die Verbindung des Hämoglobins mit Alkali scheint eine etwas festere zu sein, als die der Serumglobuline, denn bei niederem Partialdruck werden die letzteren vorwiegend zerlegt, und erst, wenn der Druck höher steigt, beginnt starke Bindung durch die in den Blutkörperchen aufgespeicherten Alkalien.

Der Stickstoff endlich, den das Blut zu 1·8—2 Volumproz. enthält, ist nur einfach absorbiert, vermag doch selbst Wasser fast 2 Volumproz. Stickstoff zu absorbieren (S. 90).

Gasaustausch zwischen Lungenluft und Lungenblut. Aeußere Atmung. Die eingeatmete resp. Alveolarluft ist durch zarte Epithelplatten und das Endothelialrohr der Lungenkapillaren (S. 88) von dem in den letzteren kreisenden Blut getrennt. Durch diese dünnen porösen Membranen hindurch muß der Gasaustausch stattfinden, wodurch die Geschwindigkeit des Durchtrittes kaum eine Verzögerung erfährt. Die Ursache des Gasaustausches zwischen Blut und inspirierter Luft sind die Spannungsunterschiede der Gase; doch wird die Größe dieses Austausches modifiziert durch den Umstand, daß, wie bereits erwähnt, die Gase im Blute nicht einfach absorbiert, sondern chemisch gebunden sind. Was zunächst den Sauerstoff angeht, so beträgt sein Partiardruck in der atmosphärischen Luft 160 mm Hg; für den eigentlichen Austausch kommt aber nicht dieser, sondern der in den Lungen selbst, in den Alveolen herrschende Partiardruck in Betracht. Die Alveolarluft stellt ein Gemisch inspirierter und zurückgebliebener exspirierter Luft dar, deren Zusammensetzung und deren Partiardrücke durch den Versuch ermittelt werden müssen, was mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Nach den Untersuchungen von Pflüger und seinen Schülern Wolfberg und Nußbaum kann man den Sauerstoffgehalt darin zu etwa 16 Volumproz. annehmen, was einem

Partiardruck von rund 128 mm Hg entsprechen würde. Der Sauerstoffaustausch erfolgt zum venösen Blut hin. Dies wird dadurch arteriell. Ist die verschiedene Spannung die Ursache des Austausches, so muß die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blute niedriger sein als sein Partiardruck in der Alveolarluft. Dies ist, wie wir oben (S. 93) gesehen, in der Tat der Fall. Dort war gezeigt, daß die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blut 80 mm Hg beträgt. Hierbei findet noch keine Dissoziation des Oxyhämoglobins statt, und dieses beträgt bei diesem Druck sogar rund 97 pCt. des sauerstoffbindungsfähigen Hämoglobins. Als wesentliches Moment für die Schnelligkeit der Diffusion des Sauerstoffs aus der Alveolarluft in das Blut kommt die starke Avidität des Hämoglobins zu Sauerstoff in Betracht: dadurch ist die Absorptionskraft des Blutes für Sauerstoff gegenüber der des bloßen Plasma gleichsam auf das 60fache (0·3 zu 20 Volumproz.) vergrößert. Endlich ist zu berücksichtigen, daß vermöge der Schnelligkeit des Blutumlaufes (S. 67) jedes Blutkörperchen etwa einmal in der Minute durch die Lungen getrieben wird. Der Umstand, daß die Hauptmenge des Sauerstoffs im Blute nicht einfach physikalisch absorbiert, sondern chemisch (locker) gebunden ist, bewirkt, daß bis zu einer gewissen Grenze der O_2-Gehalt des Blutes unabhängig vom O_2-Gehalt der Luft ist (S. 84).

Beim Uebergang von der Ebene auf hohe Berge findet eine Vermehrung des Sauerstoffverbrauches statt sowohl in der Ruhe als besonders für die Arbeit. Sie kann nicht auf Sauerstoffmangel und Luftverdünnung bezogen werden, denn sie tritt nicht ein, wenn man dieselbe und noch größere Höhen mit dem Luftballon erreicht, oder wenn im pneumatischen Kabinett der Luftdruck im entsprechenden Maße herabgesetzt wird. Worauf der vermehrte Sauerstoffverbrauch beruht, ist noch ungewiß. Dasselbe gilt für die Bergkrankheit, die in Atemnot, Herzklopfen, Schwächegefühl, Uebelkeit, Erbrechen, Ohnmacht besteht, und nur auf Bergen, nicht beim Erheben im Luftballon zu gleicher Höhe auftritt. Uebrigens zeigt sich die Bergkrankheit in verschiedenen Gebirgen in verschiedener Höhe, in den Anden und im Himalaya z. B. erst in einer viel größeren Höhe als in den europäischen Alpen.

Auf den Hochebenen der Anden, 4000 m über dem Meeresspiegel, bei einem Barometerdruck von 480 mm Hg (O_2-Partialdruck = 96 mm Hg), gedeihen Menschen und Tiere ebenso gut wie in der Tiefebene. Bei einem Luftdruck jedoch von 300 mm Hg (O_2-Partialdruck = 60 mm Hg), entsprechend einer Lufthöhe von fast 7600 m, fanden A. Fraenkel und Geppert den O_2-Gehalt des arteriellen Blutes beim Hunde von 16 bis auf 10 Volumprozent abgesunken. So wird es verständlich, wie bei der Ballonfahrt der Aëronauten Sivel und Crocé-Spinelli (1875) in einer Höhe von etwa 7000 m der Erstickungstod eintreten konnte. Hiergegen hilft Einatmen von mitgeführtem reinen Sauerstoff. Auf diese Weise erreichten Berson und Süring eine Höhe von 10 500 m.

Die CO_2-Abdunstung aus dem Lungenblut in die Alveolarluft erfolgt ebenfalls nach den Gesetzen der Diffusion. In der atmo-

sphärischen Luft ist Kohlensäure nur in Spuren enthalten (S. 77), sie hat also so gut wie gar keine Spannung. Aber auch hier, wie beim Sauerstoff, kommt es nicht auf die Spannung der atmosphärischen Luft, sondern vielmehr auf die der Alveolarluft an, die doch stets vielmehr Kohlensäure enthalten wird als jene. Der Kohlensäure-Gehalt der Aveolarluft läßt sich nicht scharf bestimmen, doch dürfte derselbe den der Exspirationsluft nicht sehr erheblich übersteigen. Diesen fanden Pflüger und Strassburg beim Hunde zu 2·8 Volumproz., also die CO_2-Spannung zu $(0{\cdot}028 \times 760 =) 21{\cdot}3$ mm Hg; wird die CO_2-Spannung der Alveolarluft gar um $1/3$ höher, was entschieden zu hoch gegriffen ist, veranschlagt, so würde sie in maximo 28 mm Hg erreichen. Da nun die Spannung der CO_2 im Blute des rechten Herzens, also auch im eintretenden Lungenblut nach Strassburg beim Hunde (5·4 pCt. einer Atmosphäre =) 41·6 mm Hg beträgt, um 14 mm höher ist, wird ein Diffusionstrom von CO_2 mit einer 14 mm Hg entsprechenden Triebkraft aus dem Blute in die Alveolarluft übertreten, bis die Spannung der CO_2 in beiden gleich geworden ist. Doch bevor dieser Gleichgewichtszustand erreicht ist, beginnt die Ausatmung und befördert nur einen Teil der Luft aus den Alveolen heraus. Für die CO_2-Diffusion und nicht minder für den O_2-Uebertritt ist es von großem Vorteil, daß selbst durch die angestrengteste Ausatmung nicht die gesamte Luft aus den Lungen ausgetrieben wird. Denn machte die Ausatmung die Lunge luftfrei, so würde die Diffusion während der Ausatmung ganz sistieren müssen: die also nur während der Einatmung ermöglichte Diffusion könnte zu einer weniger reichlichen Abdunstung der überschüssigen CO_2 des Lungenblutes führen. Dadurch, daß stets Luft „Residualluft" (S. 113) in der Lunge zurückbleibt, ist es ermöglicht, daß der Diffusionstrom zwischen Lungenblut und Lungenluft stetig, nur mit Schwankungen hinsichtlich seiner Geschwindigkeit, abläuft, und dies ist für die Entfernung der überschüssigen Kohlensäure des Blutes in den Lungen, wie für die Sauerstoff-Aufnahme möglichst vorteilhaft.

Ganz andere Anschauungen vertritt neuerdings Bohr. Er fand in seinen Versuchen die Sauerstoffspannung im arteriellen Blut höher (im Maximo 38 mm Hg) als in der Alveolarluft. Auf anderem Wege sind zu ähnlichen Ergebnissen Haldane und Smith gelangt. Danach könnte also nicht die Diffusion oder doch nicht sie allein die treibende Kraft für die Wanderung des Sauerstoffs in das Blut sein. Ebenso fand Bohr auch die Kohlensäurespannung in der Alveolarluft höher (im Maximo 17 mm Hg) als in dem Blut, sodaß auch für die Kohlensäure die Diffusion nicht oder nicht allein die Ursache des Gasaustausches sein könnte. Doch bedürfen diese Fragen noch weiterer Untersuchungen.

Innere oder Gewebsatmung. So kommt es, daß das aus dem Körperkreislauf zurückgekehrte und in die Lungen getriebene dunkelkirschrote „venöse" Blut, durch Diffusion mit der Lungenluft hellrot, „arteriell" geworden, zum linken Herzen strömt, und diese dem Oxyhämoglobin zu verdankende Farbe erhält sich auf dem ganzen Wege durch die Arterien bis in die Kapillaren hinein, zum Beweis,

daß innerhalb der Arterienbahn nur ein ganz geringer Teil des Blutsauerstoffs verbraucht, an Sauerstoff begierig aufnehmende, sog. reduzierende Stoffe abgegeben wird. Dagegen ist das aus den Kapillaren in die Venenwurzeln übertretende Blut wieder dunkelkirschrot, venös. Hieraus ergibt sich, daß in der Bahn der Kapillaren ein beträchtlicher Teil des Sauerstoffs verschwindet, und zwar, wie aus später beizubringenden Gründen zu schließen ist, dem Blute von den Zellen der Gewebe und Organe entzogen wird. In diesen wird er beständig verbraucht; ihre O_2-Spannung ist daher gleich Null zu setzen; dafür wird in ihnen Kohlensäure in das abströmende Venenblut abgegeben. Es geht demnach in den Geweben der umgekehrte Prozeß vor sich als in den Lungen: es wird der Sauerstoff des Blutes zum Teil verbraucht, und zwar wird er zu den chemischen Prozessen in den Geweben verwendet: zur Oxydation der organischen Verbindungen, welche die wesentlichsten Bestandteile des Tierkörpers und der eingeführten Nahrungsmittel bilden. Das bei diesen Prozessen entstehende gasförmige Verbrennungsprodukt CO_2 tritt in das aus den Organen abströmende Venenblut über aus demselben Grunde, aus welchem es aus dem Lungenblut in die Lungenluft übergeht, weil nämlich die CO_2-Spannung in den Geweben größer ist als in dem sie durchsetzenden Blut; Strassburg fand erstere zu (7·7 pCt. einer Atmosphäre =) 58·5 mm Hg, letztere zu 41·6 mm Hg (S. 97). Den Vorgang der Sauerstoff-Aufnahme aus dem Blute und der Kohlensäure-Abgabe an das Blut seitens der Gewebszellen bezeichnet man als Gewebsatmung oder innere Atmung. Der O_2-Verbrauch und die CO_2-Bildung in den Geweben variieren in ihrer In- und Extensität je nach den einzelnen Organen; beide sind am größten in den Muskeln, demnächst in den großen drüsigen Organen des Unterleibes. Diese in den Geweben vor sich gehenden Oxydationen sind die Quelle der tierischen Wärme.

Die Bedeutung der Atmung besteht also darin, daß der Sauerstoff der äußeren Luft von dem Blut aufgefangen und zu den Geweben, als den Stätten der Verbrennung, hintransportiert wird, während umgekehrt aus den Geweben das Blut die Kohlensäure auffängt und zur Lunge hinschafft, als der Stätte ihres Uebertritts in die atmosphärische Luft. Dies ist ermöglicht durch die Verteilung der Spannungen der Gase:

Sauerstoffspannung in mm Hg:

Atmosphär. Luft >	Alveolarluft >	Blut >	Gewebe
160	128	80	0
Atmosphär. Luft <	Alveolarluft <	Blut <	Gewebe
0	21	42	59

Hoppe-Seyler und Pflüger haben die Lehre, daß der O_2-Verbrauch und die CO_2-Bildung hauptsächlich in den Geweben (und nicht im Blute in der Lunge, Lavoisier) vor sich gehen, durch experimentelle Erfahrungen und scharfsinnige Deduktionen gestützt, die bei der Frage nach den chemischen Prozessen im Tierkörper berührt werden sollen. Es kann wohl die Frage

nach dem Orte der Oxydationen als im Sinne der CO_2-Bildung in den Geweben entschieden erachtet werden. Daß daneben auch eine Oxydation im Blute stattfindet, soll in Anbetracht der schon erwähnten Erfahrung von der allmählichen Verzehrung des Blutsauerstoffs im Blute, das man bei höherer Temperatur sich selbst überläßt (S. 94), nicht geleugnet werden; nur ist die Oxydation im Blute gegenüber der in den Geweben (Körperzellen) stattfindenden von geringem Umfang. Außerdem findet auch im Lungengewebe selbst, wie in allen anderen Geweben, Sauerstoffverbrauch und Kohlensäurebildung statt.

Aus den quantitativen Verhältnissen der Gase des arteriellen und venösen Blutes ergibt sich noch ein bemerkenswerter Schluß auf die qualitative Differenz des Gaswechsels bei den Karnivoren und Herbivoren. Wir geben die Analysen des arteriellen Blutes (A) und des venösen Blutes (V) vom Hunde nach Ludwig und Schoeffer und vom Schaf nach Preyer, als den Repräsentanten der Karni- und Herbivoren, und zwar in Volumprozenten, auf Atmosphärendruck berechnet:

	Hund		Schaf	
	O_2	CO_2	O_2	CO_2
A	19·7	36·5	12·8	39·6
V	11·9	42·3	6·5	46·5
Differenz	7·8	5·8	6·3	6·9

Danach ist der Ueberschuß von CO_2 im Venenblute nicht gleich dem Ueberschuß von O_2 im Arterienblute. Beim Hund ist $\frac{CO_2}{O_2}$, aus den Blutgasen berechnet, = 0·8, beim Schaf = 1·1, während aus dem aufgenommenen Gesamt-Sauerstoff und der ausgeschiedenen Gesamt-Kohlensäure sich die Werte von $\frac{CO_2}{O_2}$ oder der respiratorische Quotient (S. 86) zu 0·77 bezw. 0·98 ergaben, sodaß die Uebereinstimmung beider auf verschiedenen Wegen gewonnenen Werte genügend genau ist.

Kann der Sauerstoff durch andere Gase vertreten oder ersetzt werden? Man hat in dieser Hinsicht eine große Reihe von Gasen geprüft, aber es hat sich als allgemeiner Schluß ergeben, daß kein anderes Gas den Sauerstoff zu ersetzen fähig ist. Johannes Müller hat die Gasarten, welche außer dem Sauerstoff unfähig sind, das Leben zu erhalten, in unschädliche oder indifferente und schädliche oder giftige Gase eingeteilt. Zu den indifferenten gehören Stickstoff und Wasserstoff. Diese können, vorausgesetzt, daß neben ihnen genügend Sauerstoff

vorhanden ist, ohne Schaden geatmet werden; auch kann z. B. Wasserstoffgas das Stickstoffgas der atmosphärischen Luft ohne Nachteil ersetzen. Dagegen gehen in reinem Wasserstoff- oder Stickstoffgas die Tiere aus Mangel an Sauerstoff unter Erstickungskrämpfen zu Grunde.

Unter den schädlichen oder giftigen Gasen gibt es einige, die vermöge ihrer chemischen Zusammensetzung als ein so starker Reiz auf die Schleimhäute einwirken, daß Krampf der Stimmritzenverengerer (Mm. crico-arytaenoidei laterales, Mm. inter-arytaenoidei und Mm. thyreo-arytaenoidei) eintritt, infolge dessen sie nicht in die Lungen gelangen, sie sind also uneinatembar, irrespirabel, so Chlorgas, rauchende Salzsäure, schweflige Säure, salpetrige Säure, Aetzammoniak, Stickoxyd. Die übrigen schädlichen Gase sind atembar, respirabel; ihre Anwesenheit in der Atemluft verhindert ihre Aufnahme in die Lungen nicht, dagegen wirken sie in gewissen Mengen giftig, selbst wenn daneben reichlich Sauerstoff vorhanden ist; dahin gehören Kohlensäure, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff, Stickoxydul (Phosphorwasserstoff, Arsenwasserstoff, Cyan).

Kohlensäure führt, wenn sie neben reichlichem Sauerstoff in der Atemluft enthalten ist, bei 20 Volumprozent schnell zum Tode unter Erscheinungen, die als Folgen einer deletären Einwirkung der Kohlensäure auf die nervösen Zentralorgane zu deuten sind: Betäubung, Abnahme des Herzschlages und der Atemfrequenz bis zum schließlichen Aufhören beider. Wenn CO_2 auch nur zu 2—5 pCt. in der Atmungsluft ist, tritt nach einiger Zeit merkliches Unbehagen und bei dauerndem Gehalt von 4—5 pCt. CO_2 bald früher, bald später der Tod ein.

Wo aus dem Erdinnern die Kohlensäure langsam hervordringt, bildet sie vermöge ihrer Schwere (sie ist $1^1/_2$ mal so schwer als Luft) am Boden eine Schicht von einem bis einigen Fuß Höhe. Während Menschen ohne Gefahr darin aufrecht gehen können, sterben Hunde, weil sie, am Boden hinkriechend, fast reine Kohlensäure einatmen (Hundsgrotte in Pozzuoli bei Neapel).

Das Kohlenoxyd CO, das infolge unvollständiger Verbrennung der Kohle d. i. Verbrennung bei ungenügendem Luftzutritt entsteht und (neben Kohlensäure und Kohlenwasserstoffen) in dem sog. Kohlendunst, sowie in dem (aus Steinkohlenteer bereiteten) Leuchtgase sich findet, zeigt schon schädliche Wirkungen, wenn es nur zu $^1/_{1000}$ Teil in der Atemluft enthalten ist, bei größerem CO-Gehalt (1 bis mehrere Volumprozent) werden die darin atmenden Tiere zunächst benommen, die Herz- und Respirationstätigkeit wird schwächer, es tritt Muskellähmung und schließlich der Tod ein. Die Giftwirkung des Kohlenoxyds hat Cl. Bernard (1857) aufgeklärt. CO hat weit größere Avidität zum Hämoglobin als Sauerstoff (nach Hüfner etwa 200 mal so große), treibt daher letzteren aus dem Oxyhämoglobin Volumen für Volumen aus und bildet mit dem Hämoglobin eine lockere „dissoziable" (S. 93) Verbindung, Kohlenoxydhämoglobin, deren Dissoziabilität indes 33 mal kleiner ist als die des Oxyhämoglobin. Sobald etwa die Hälfte des Oxyhämoglobins durch CO ersetzt ist, kann das Sauerstoff-Bedürfnis der Säugetiere nicht mehr gedeckt werden, die Tiere sterben. Ist die Atem- und Herztätigkeit noch nicht erloschen, so kann durch reichliche Zufuhr reiner atmosphärischer Luft oder noch besser

von Sauerstoff das Kohlenoxydhämoglobin allmählich wieder zerlegt, das Kohlenoxyd durch die Lunge ausgeschieden und der normale Zustand wiederhergestellt werden. Eine Oxydation von CO durch den frei hinzutretenden Sauerstoff zu CO_2 erfolgt nicht.

Mit CO beladenes Blut ist meist noch eine Nuance heller rot als arterielles. Blutreiche Organe CO-vergifteter Tiere sehen daher hellkirschrot aus und werden weder bei längerem Stehen, noch selbst bei der Fäulnis dunkel; auch der Fäulnis widersteht CO-Hämoglobin. Mit CO gesättigtes Blut, in hinreichender Verdünnung vor den Spalt des Spektroskops gebracht, zeigt wie das Oxyhämoglobin beide Absorptionsbänder (S. 21), nur daß das erste (im gelben Teil des Spektrums nahe der D-Linie) dem zweiten (im Grün nahe der E-Linie) näher gerückt ist. Und diese Absorptionsbänder bleiben auch unverändert, wenn das Blut mit reduzierenden Substanzen (Schwefelammonium, Stokes'sche Flüssigkeit, S. 21) behandelt wird: CO-Hämoglobin kann, dank seiner größeren Festigkeit, im Gegensatz zum Oxyhämoglobin nicht reduziert werden. Der spektroskopischen Untersuchung kommt daher für die Feststellung der CO-Vergiftung eine entscheidende Bedeutung zu. — Sehr brauchbar ist auch Hoppe-Seyler's Probe für CO-Hämoglobin in der Modifikation von Salkowski. Während normales Sauerstoff-haltiges Blut, mit dem 20-fachen Volumen Wasser verdünnt, auf Zusatz des gleichen Volumens starker Natronlauge eine schmutzig bräunliche Verfärbung annimmt, wird Kohlenoxyd-haltiges Blut dadurch lebhaft hellrot.

Das Stickoxyd NO gehört zu den irrespirablen Gasen. Leitet man es in Blut bezw. in eine Hämoglobinlösung ein, so verhält es sich nach L. Hermann analog dem Kohlenoxyd. Ebenso wie durch CO wird durch NO der Sauerstoff aus dem Oxyhämoglobin Volumen für Volumen ausgetrieben, es entsteht so Stickoxydhämoglobin. Seine spektroskopischen Eigenschaften sind dieselben wie die des Oxyhämoglobin.

Bemerkenswert ist das Verhalten des Stickstoffoxyduls N_2O. Während es, rein eingeatmet, in kurzer Zeit Atemnot und Erstickung herbeiführt, kann es in einer Mischung von 2 Teilen N_2O auf 1 Teil O_2 längere Zeit ohne Nachteil geatmet werden und bewirkt dann einen rauschartigen Zustand (deshalb von Davy „Lustgas" genannt) und eine leichte Betäubung.

Schwefelwasserstoff, direct in Blut eingeleitet, verbindet sich mit dem Sauerstoff des Oxyhämoglobins, wobei sich Wasser bildet und Schwefel frei wird ($O + H_2S = H_2O + S$). Das Blut verliert so seinen Sauerstoff, es entsteht reduziertes Hämoglobin, nach Hoppe-Seyler Schwefelmethämoglobin, das Blut sieht dunkelrot bis schmutziggrün aus und zeigt nur das einfache Absorptionsband des Hämoglobins. Beim Einatmen von H_2S aber sterben Menschen, überhaupt Warmblüter, schon bevor diese Blutveränderung eintritt, infolge von Herzstillstand. Nach Thénard gehen Pferde zu Grunde, wenn die Atemluft in 1000 T. 4 T. Schwefelwasserstoff (also $^1/_{250}$) enthält.

Durch die ganze Tierreihe zieht sich gewissermaßen als oberstes Gesetz, als ihre erste und nächste Existenzbedingung die Notwendigkeit steten, freien Zutritts des Sauerstoffs der atmosphärischen Luft. Nur die niedrigsten Tiere unterhalten den Verkehr mit der Luft durch die ganze

Leibessubstanz, so die Rhizopoden (Wurzelfüßer) und Infusorien. Bei allen übrigen Tieren finden sich besondere Organe, „Atemorgane“, die den Verkehr mit der Luft vermitteln. Solche Organe finden sich in der Tierreihe aufsteigend in verschiedener Entwickelung. Bei den Strahlentieren und Rädertieren findet sich ein Wassergefäßsystem; das Seewasser, das Luft zu etwa $2^1/_4$ Volumproz. (S. 90), also auch Sauerstoff absorbiert enthält, dringt durch präformierte Kanäle in das Körperinnere ein und tritt dort mit dem eigentlichen Gewebe in Diffusionsverkehr. Bei den Arthropoden oder Gliedertieren (Insekten und Spinnen) findet sich das Tracheensystem. Die mit Luft gefüllten Tracheen stellen elastische Röhren dar, an deren innerer Oberfläche eine aus dem sehr widerstandsfähigen Chitin gebildete Spiralleiste entlang läuft, welche die Röhren gegen Druck von außen offen hält. Von der Körperoberfläche, wo sich die Tracheen frei in die sogenannte Stigmata öffnen, dringen sie in das Innere ein, indem sie sich vielfach teilen und spalten: so verbreiten sie sich in den feinsten Verzweigungen nach Kupffer bis zu den einzelnen Zellen der Gewebe hin. Die atmosphärische Luft unterhält hier unmittelbar mit dem Gewebe den Verkehr ohne Dazwischentreten von Blut; die Luft sucht, wie Cuvier sagt, direkt die Gewebe auf. Bei den höheren Tieren: Reptilien, Amphibien, Fischen, Vögeln und Säugetieren findet der Gaswechsel in besonderen Organen, Kiemen oder Lungen, durch Vermittelung des Blutes statt. Eine jede Kiemenfalte entspricht einem nach außen gestülpten Lungenlobulus, dessen Kapillargefäße direkt unter dem Oberflächenepithel liegen. Beim Menschen und allen Säugetieren, bei den Vögeln, Amphibien, Reptilien und bei gewissen Spinnen (Lungenspinnen) kommen Lungen (S. 88) vor, deren zahlreiche Ausbuchtungen den Zweck haben, die Oberfläche und damit auch die der sich darauf verbreitenden Kapillaren möglichst zu vergrößern. Die Amphibien und Reptilien besitzen im Larvenzustande Kiemen anstatt der Lungen.

Eine scheinbare Ausnahme von dem obigen Gesetz bilden einige Spaltpilze (Bakterien), die nur bei Abschluß von freiem Sauerstoff leben können; ja für sie ist freier Sauerstoff geradezu ein Gift. Man hat sie Anaëroben oder Anaërobionten genannt, während alle übrigen Lebewesen, für die freier Sauerstoff eine notwendige Lebensbedingung ist, Aëroben heißen. Die Ausnahme bei den Anaëroben (Tetanusbakterien, Rauschbrandbazillen) ist indessen, wie bemerkt, nur scheinbar, indem sie den erforderlichen Sauerstoff aus Sauerstoffverbindungen ihres Mediums frei machen. Diese Fähigkeit besitzen aber in gewissem Grade auch die Gewebszellen, denen ja der Sauerstoff auch nur in chemischer Bindung zugeführt wird. Es gibt übrigens auch Kleinlebewesen, die sowohl mit als ohne Sauerstoff leben können, sog. fakultative Anaëroben; dazu gehören die Hefepilze, die Erreger der alkoholischen Gärung. Diese können bei völliger Entziehung des Sauerstoffs leben und, wie bei ihrer aëroben Lebensweise, Glukose in Kohlensäure und Alkohol spalten. Die Verbrennungswärme des gebildeten Alkohols ist aber geringer als die des gespaltenen Zuckers, woraus hervorgeht,

daß ein Teil der Energie von den Zellen selbst verbraucht wird (intrazelluläre Atmung).

Indes würde der einfache Diffusionsaustausch zwischen der atmosphärischen Luft direkt resp. der vom Wasser absorbierten Luft einerseits und dem Blute andererseits weder für das Atembedürfnis der Tiere ausreichen, noch würde ein stetiger Austausch zwischen äußerer Luft und Blut unterhalten werden können, wenn nicht für fortwährende Erneuerung der Luft, für Fortschaffung der verbrauchten und für Zufuhr neuer Luft gesorgt wäre. Auch die Größe und der Umfang dieser Lufterneuerung „Ventilation" ist dem Sauerstoffverbrauch der einzelnen Tierklassen angepaßt. Bei den tracheenatmenden Tieren kommt der Luftwechsel dadurch zustande, daß bei den Kontraktionen der Körperwandungen die elastischen Tracheenröhren zusammengedrückt werden, ihren Inhalt zu einem mehr oder weniger großen Teil ausstoßen, um bei Nachlaß des Druckes sich wieder auszudehnen und dabei neue Luft von außen einzusaugen. Bei den Fischen wird die Erneuerung der Luft befördert außer durch das Schwimmen gegen den Strom, wobei die Kiemen stets mit neuen lufthaltigen Wasserschichten in Berührung kommen, hauptsächlich dadurch, daß die Fische das Wasser durch die Mundspalte einziehen und es dann durch die Kiemenspalte wieder ausstoßen, sodaß es, an den Kiemenplatten vorbeistreichend, in möglichst innige Berührung mit den oberflächlichen Blutkapillaren kommt. Bei den lungenatmenden Tieren wird endlich der stetige Luftwechsel dadurch erreicht, daß ein aus Muskeln gebildeter Mechanismus Luft in den Lungenhohlraum einsaugt und wieder austreibt, und dieses Spiel sich alternierend rhythmisch das ganze Leben des Tieres hindurch wiederholt, „Mechanik der Atmung".

Unter den vikariierenden Atemorganen verdient die Darmatmung beim Schlammbeißer (Cobitis fossilis) Erwähnung. Dieses Tier schluckt Luft, deren Sauerstoff, wie schon Erman (1808) gefunden, im Darm zu Kohlensäure umgesetzt wird, daher das in Blasen aus dem After entweichende Gas nach Baumert nur $^1/_2$—$^1/_3$ so viel Sauerstoff enthält als die verschluckte Luft.

Die Schwimmblase der in großen Tiefen lebenden Seefische enthält nach Biot (1807) bis zu 87 Volumproz. reinen Sauerstoff, sodaß ein glimmender Spahn sich darin entzündet. Sticht man nach Moreau die Schwimmblase an und zwingt die Fische unter Wasser weiter zu leben, so sammelt sich allmählich wieder ein Sauerstoff-reiches Gasgemenge an; und zwar sind es nach Hüfner die die Schwimmblase innen auskleidenden Epithelzellen, welche aus dem umspülenden Blut den Sauerstoff, ungeachtet eines oft entgegenstehenden höheren Partialdruckes innerhalb der Blase, herausbefördern, gleichsam wie Drüsenzellen „sezernieren".

Hautatmung.

Auch von der Haut werden Gase abgegeben, vorwiegend Kohlensäure und Wasserdampf; daneben werden auch geringe Mengen von Sauerstoff aus der Luft vom Blut der Hautgefäße

aufgenommen; man spricht daher von einer **Hautatmung**, die man der Lungenatmung als **Perspiration** oder Perspiratio insensibilis gegenüberstellt. Da unmittelbar unter der Malpighi'schen Schleimschicht sich ein reiches Blutgefäßnetz durch die ganze Haut verbreitet und das Blut in diesen Hautgefäßen infolge der inneren oder Gewebsatmung CO_2-reich und O_2-arm ist, muß aus diesem Blut, dem die O_2-reiche und CO_2-arme Luft gegenübersteht, nach den Gesetzen der Gasdiffusion (S. 89) CO_2 in der Richtung nach außen und umgekehrt O_2 aus der Luft nach dem Blut zu strömen; ebenso wird aus dem wasserreichen Blut in die Außenluft, wofern diese nicht mit Wasserdampf gesättigt ist, Wassergas abdunsten müssen. Freilich wird diese Diffusion nicht so ergiebig und so schnell erfolgen, als in den Lungen, wo das Blut nur durch die dünne Kapillarwand und das zarte respiratorische Epithel von der Lungenluft getrennt ist, weil hier die Haut sich zwischen Blut und Außenluft außer der Kapillargefäßwand die bald mehr, bald weniger dicke und daher für Gase schwerer durchlässige Horn- und Schleimschicht der Haut befindet. Dementsprechend ist auch die Menge der in 24 Stunden von der Haut ausgeschiedenen Kohlensäure nur gering. Zur Bestimmung der Hautatmung bedient man sich desselben Verfahrens und derselben Apparate, wie bei der Untersuchung der Gesamtatmung (S. 79—82), und leitet die Lungenatmung mittels einer (Mund und Nase luftdicht abschließenden) Gesichtsmaske, die mit einem, den Respirationsapparat durchsetzenden Rohr verbunden ist, nach außen ab. Nach den Untersuchungen von **Aubert**, **Schierbeck** u. a. schwankt die Menge der in 24 Stunden von der Hautoberfläche des Menschen ausgeschiedenen Kohlensäure zwischen 5 und 8 g = $1/2$ bis 1 pCt. von der Gesamtausscheidung an Kohlensäure. Nach **Zuntz**, **Lehmann** und **Hagemann** beträgt beim Pferde in der Ruhe die Hautatmung etwa $2^1/_2$ pCt. von der Gesamt-Kohlensäure-Ausatmung. Außer der Körperbewegung soll auch Zunahme der Außentemperatur die Größe der durch die Haut ausgeschiedenen Kohlensäure-Menge steigern. Ueber die Größe der Sauerstoff-Aufnahme seitens der Haut liegen nur indirekte unzuverlässige Bestimmungen vor. Man wird wohl kaum fehlgehen, wenn man, auf Grund der für die CO_2-Ausscheidung erhaltenen Werte, die Größe der O_2-Perspiration zu allerhöchstens $1/_{100}$ der Gesamtaufnahme (S. 83) ansetzt. Bei den kleineren Warmblütern ist der CO_2-Verlust durch die Haut noch geringer als beim Menschen und beim Pferde; so beträgt nach **Regnault** und **Reiset** beim Hunde die CO_2-Ausscheidung durch die Haut nur $1/_{250}$ von der durch die Lungen abgegebenen CO_2.

Ist aber die Größe der gasförmigen Hautausscheidung so gering, so kann ihre Behinderung, wie sie infolge experimentell herbeigeführter Ueberfirnissung des größten Teils der Hautoberfläche warmblütiger Tiere gesetzt wird und zuweilen den Tod zur Folge hat, nicht die Ursache des hierbei beobachteten tödlichen Ausganges sein; da ferner außer Wasserdampf und CO_2 keine wesentlichen anderen Stoffe von der Haut abgegeben werden, so kann auch

nicht von einer Retention irgend welcher hypothetischen (bisher nicht nachgewiesenen) schädlichen Stoffe infolge unterdrückter Hautatmung (das sog. Perspirabile retentum) die Rede sein, vielmehr hängt, wie bei der Lehre von der tierischen Wärme dargelegt werden soll, der Tod wahrscheinlich der Hauptsache nach ab vom Sinken der Eigentemperatur der Tiere infolge stärkerer Wärmeabgabe seitens der gefirnißten Hautflächen.

Bei den Kaltblütern spielt die Perspiration zwischen dem Blut der Hautgefäße und der umgebenden Luft, zu welcher ihre feuchte, mit einem zarten Epithel besetzte Haut weit geeigneter ist, eine wichtige Rolle. Ja ihre ausgedehnte Perspiration kann die Lungenatmung so vollkommen ersetzen, daß man z. B. Fröschen die Lungen heraustreiben und abbinden kann, ohne daß deshalb die Tiere ersticken; ihr Gaswechsel ändert sich danach kaum merklich, nach Milne-Edwards wenigstens nicht bei niederer Außentemperatur. Nach Klug wird bei Winterfröschen dreimal soviel Kohlensäure durch die Haut, als durch die Lungen ausgeschieden.

Die Wasserausscheidung durch die Haut beträgt beim ruhenden Menschen in 24 Stunden etwa 400—600 g und kann bei Körperarbeit auf das 2—5fache steigen, und zwar um so höher, je höher die Lufttemperatur ist (Zuntz und Nehring). Ein wie großer Anteil davon auf Rechnung des aus dem Blut direkt in die Atmosphäre abdunstenden Wasserdampfes, und wie viel auf Schweißbildung zu setzen ist, läßt sich nicht scharf entscheiden. Die dunstförmige Wasserabgabe ist nach Peiper auf der rechten Körperhälfte stärker als auf der linken; die Handflächen dunsten, für die gleiche Fläche, 2—3mal so viel ab, als die übrige Haut. Bei Kindern ist die Perspiration absolut kleiner als bei Erwachsenen, relativ jedoch größer. Bei Tieren ist über den Umfang der Wasserausdünstung durch die Haut nur wenig Sicheres festgestellt: nach Henneberg scheiden Ochsen pro Tag 5—6 kg Wasser durch Re- und Perspiration aus, nach Sacc ein untätiges Pferd sogar 10 kg; bei Tieren, die in Bewegung sind, mag die Menge auf das Doppelte steigen.

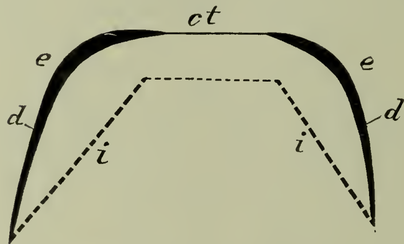
Mechanik der Atmung.

Die Mechanik der Atmung bei den Säugetieren läßt sich im Prinzip mit der eines Blasebalges vergleichen. Es wird der Hohlraum der Lungen abwechselnd vergrößert und verkleinert und damit atmosphärische Luft abwechselnd eingesogen und ausgestoßen. Die Lungen besitzen grosse Dehnbarkeit und vollkommene Elastizität, sind aber (abgesehen von kleineren Schwankungen, die von den um die Bronchien und Bronchiolen liegenden glatten Muskelfasern herrühren) eigener Bewegung unfähig. Bei der normalen Respiration bewegt sie sich nicht aktiv, sondern folgt vielmehr passiv allen Verengerungen und Erweiterungen des Brustkorbes. Die Erweiterung heißt Inspiration oder Einatmung, die Verengerung des Thoraxraums Exspiration oder Ausatmung; diese beiden Phasen wechseln in regelmäßigen Intervallen, rhythmisch miteinander ab. Den einmaligen Ablauf beider

Phasen, also eine Inspiration nebst der darauf folgenden Exspiration nennt man einen Atemzug.

Inspiration. Der von den Lungen ausgefüllte Hohlraum des Thorax hat meist die Form eines nach oben verjüngten abgestumpften Kegels. Die Erweiterung der Thoroxkapazität, die Formveränderung des Brustkastens erfolgt durch Muskelkräfte, und zwar beim ruhigen Atmen hauptsächlich durch das Zwerchfell. Dieses ist in Form eines Gewölbes (wie e e, Fig. 25) beim Menschen schief von hinten und unten nach vorn und oben (bei den Vierfüßlern schief von hinten und oben nach unten und vorn, ganz besonders schräg von hinten und oben nach unten und vorn beim Pferd und Rind) zwischen Brust- und Bauchhöhle ausgespannt, hat eine asymmetrische Gestalt, seine rechte Hälfte steht wegen der darunter (resp. dahinter) liegenden Leber höher als die linke. Erfolgt nun die Zusammenziehung des Zwerchfells, so wird seine Wölbung abgeflacht, das Zwerchfell steigt nach unten (resp. hinten), und zwar am wenigsten sein sehniges Zentrum c t, das durch die Zwerchfellschenkel d d (Pars lumbalis, costalis, sternalis) beim Menschen nur um etwa 1 cm abwärts gezogen wird. Das erschlaffte Zwerchfell e e schließt sich glockenförmig an seine sehnige Mitte c t an, während das gespannte Zwerchfell i i sich in Gestalt eines stumpfen Hohlkegels an das sehnige Zentrum anschließt. Bei gesunden Männern (seltener bei Frauen und Kindern), die in liegender Stellung sich befinden, sieht man nach Litten schon bei normaler, ruhiger Atmung die Zwerchfellbewegungen am Thorax in Gestalt einer seichten Wellenbewegung an den seitlichen Partien der Interkostalräume. Steigt nun das Zwerchfell bei der Einatmung herab, so übt es einen Druck auf die Kontenta der Bauchhöhle, von denen die meisten, mit tropfbaren Flüssigkeiten getränkt, so gut wie inkompressibel sind, abgesehen vom Darm, dessen Gase zusammendrückbar sind: es pflanzt sich so der Druck auf die Bauchwandungen fort, indem das Zwerchfell die Baucheingeweide gleichsam als Stempel gegen die Bauchwandungen vortreibt. Da die Wirbelsäule so gut wie garnicht, die Seitenwandungen der Bauchhöhle überall da, wo sie wie beim Menschen (überhaupt bei den Omni- und Karnivoren) kurz sind, nur wenig ausweichen können, so wird die lange vordere (resp. untere) Bauchwand vom Schwertfortsatz des Brustbeins bis zur Symphyse, und in geringerem Maße das Diaphragma pelvis, die Gruppe der Dammmuskeln vorgetrieben. Beim ruhig atmenden Manne sieht man daher fast nur die Bauchwandungen

Fig. 25.



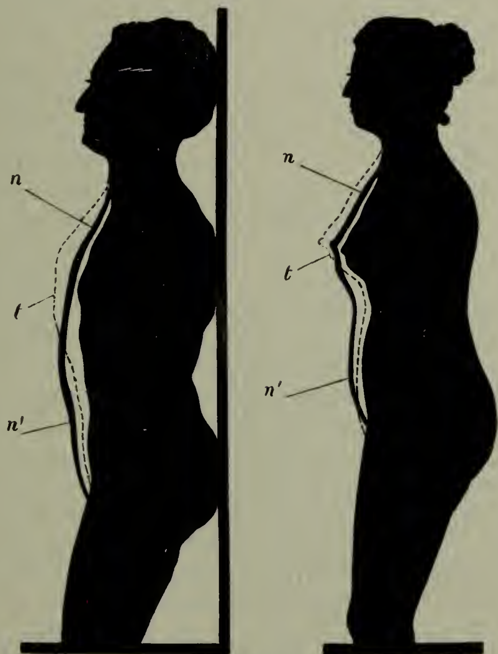
Zwerchfellstellung bei Ex- und Inspiration (schematisch).

sich bewegen, und zwar wölbt sich die Oberbauchgegend bei der Inspiration nach vorn, um bei der Exspiration wieder zurückzuweichen. Die Erweiterung des Thoraxraumes findet hierbei hauptsächlich im Längendurchmesser kopffußwärts statt.

Diese ruhige Art des Atmens „Eupnoe", die in der Regel beim Manne zu beobachten ist, heißt Abdominaltypus der Respiration im Gegensatz zu dem bei Frauen gewöhnlich vorkommenden Kostaltypus (richtiger Kostoabdominaltypus), bei dem die Zwerchfellbewegung schwächer und daher die Hervorwölbung der Oberbauchgegend geringer ist, vielmehr die Rippen, insbesondere die oberen, sich bewegen und daher die Volumenzunahme vorwiegend den oberen Teil des Thorax trifft (Wogen des Busens). Zwerchfell und Rippenheber (Mm. intercostales externi und intercartilaginei, S. 108) wirken bei der ruhigen Atmung beider Geschlechter mit, aber in vorschiedenem Grade. Beim Manne überwiegt die Zwerchfellatmung, bei der Frau die Rippenheberwirkung. Wahrscheinlich ist der Unterschied, außer durch die Gravidität, durch den Einfluß des Korsets bewirkt, sollen doch Indianerweiber ausgesprochenen Abdominaltypus zeigen.

Die von Hutchinson (1846) entworfenen Schattenrisse (Fig. 26) zeigen die Unterschiede der Atemtypen. Die vordere Kontur der Profilsilhouetten, welche der ruhigen Ausatmung entspricht, rückt bei ruhiger Einatmung bis zur Grenze der Linien nn' vor; die größte Exkursion, entsprechend der größten Dicke dieser Linien, fällt beim Manne in den Bauchteil, beim Weibe in den Brustteil, zum Zeichen, daß bei der Eupnoe des Weibes die Rippenheber stärker mitwirken. Bei der tiefsten Inspiration, wo der vordere Kontur bis zur gestrichelten Linie vorrückt, verwischen sich die Unterschiede der Typen, insofern bei beiden Geschlechtern die Rippenatmung über die Bauchatmung und damit die Exkursion des Brustteils über die des Bauchteils überwiegt. Bei der tiefsten Inspiration findet übrigens durch Gradstreckung der Wirbelsäule eine geringe Verlängerung des Brustkorbes statt. Im Schlafe ist nach Mosso auch

Fig. 26.



Atembewegungen beim Manne Weibe.

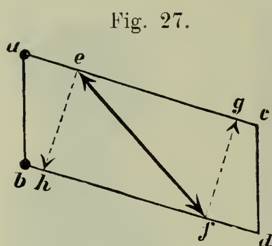
beim Manne die Brustatmung stärker als die Bauchatmung. Durch Uebung gelingt es nach Sewall und Pollard Brust- und Bauchatmung von einander unabhängig zu machen, was für den Gesang von Vorteil sein soll.

Bei allen Tieren mit langer Bauchwandung und dem entsprechend langen Seitenwandungen, bei der Mehrzahl der Herbivoren, sieht man die Hervorwölbung mehr an den seitlichen Partieen der Bauchwandungen, an den Flanken, Abdominalatmung, bei Hund und Katze ausgeprägtes Kostalatmen.

Als Rippenheber fungieren die Mm. intercostales externi und intercartilaginei. Die Mm. intercostales ext. verbinden beim Menschen zwei benachbarte Rippen so, daß der obere Insertionspunkt der Wirbelsäule näher liegt als der untere. Nach der zuerst von Hamberger (1727) aufgestellten Theorie ziehen sie die untere Rippe gegen die obere.

Die inspiratorische Wirkung der Mm. intercostales externi hat Hamberger, wie folgt, bewiesen: Seien ac und bd zwei Rippen, a und b die Drehpunkte derselben an der Wirbelsäule, cd das Sternum, so daß abcd ein veränderliches Parallelogramm mit feststehender Seite ab darstellt, ferner ef die Richtung und der Zug der Intercost. ext., der auf ac nach abwärts, auf bd nach aufwärts wirkt und im Ruhezustande für den Punkt e und für f gleich ist. Von beiden schief wirkenden Kräften kommen nur die an den Rippen senkrecht angreifenden Komponenten, also für ac die Kraft eh, für bd die Kraft fg in Betracht; beide, die aufwärts wirkende fg wie die abwärts wirkende eh sind an sich gleich; da aber fg an dem längeren Hebelarm bf, eh nur an dem kurzen Hebelarm ae angreift, so hat fg das Uebergewicht, bewegt die Rippe bd und damit auch ac aufwärts; Rippenhebung ist aber mit Inspiration identisch. — Für die in entgegengesetzter Richtung zwischen den Rippen ausgespannten Mm. intercostales interni ergibt eine analoge Betrachtung, daß sie die erhobenen Rippen herabziehen, also exspiratorisch wirken. — Die Intercartilaginei sind die zwischen die Rippenknorpel sich erstreckende Fortsetzung der Intercostales interni. Sie wirken wie diese, ziehen die Rippenknorpel herab. Dadurch wird die schon durch die Hebung der knöchernen Rippe bewirkte Verflachung des Winkels zwischen Rippenknorpel und -knochen (s. u.) verstärkt, der Brustkorb also noch mehr erweitert. Die Intercartilaginei sind also Inspiratoren. So beobachteten R. du Bois-Reymond und P. Masoin an Tieren, daß wenigstens bei angestrengter Atmung die Intercartilaginei zusammen mit dem Zwerchfell tätig sind.

Fig. 27.



Davon abgesehen, setzen die Externi und Intercartilaginei der inspiratorischen Einziehung (Einsinken) der Interkostalräume unter dem verstärkten elastischen Zuge der Lunge (S. 114) ein Gegengewicht. Das Umgekehrte gilt für die Interni.

Stellen sich der Erweiterung des Thorax Hindernisse entgegen, oder erfolgt die Inspiration tief, so treten noch andere Muskeln in Aktion, die sog. accessorischen Atemmuskeln, zunächst die,

welche, vom Stamm zu den Rippen verlaufend, bei ihrer Verkürzung die Rippen heben, die Mm. scaleni, der Serratus posticus sup. und der sternocleidomastoideus, der bei (mittels Steifung der Nackenmuskeln) fixiertem Kopf das Schlüssel- und Brustbein und damit die oberen Rippen hebt. Die sogen. Levatores costarum tragen ihren Namen mit Unrecht; sie bewegen die Rippen nicht, sondern gehören in das Muskelsystem der Wirbelsäule. Physiologisch beim Ausseratemsein oder pathologisch in Fällen starker Atemnot „Dyspnoe" treten dann noch eine Reihe anderer Muskeln für die Inspiration in Tätigkeit, und zwar erstens solche, die den Thorax vom Druck der oberen Extremität befreien, so Trapezius, Rhomboidei, Levator anguli scapulae; und zweitens solche, die bei Feststellung des Schultergürtels durch Aufstützen der Arme, „Orthopnoe", den Thorax zu erweitern vermögen, so der Serratus anticus major und der Pectoralis major und minor.

Rippenbewegung. Die Rippen sind mit der Wirbelsäule doppelt gelenkig verbunden: durch das Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern, durch das Tuberkulum mit dem zugehörigen Wirbel-Querfortsatz. Infolgedessen sind ihre Bewegungen beschränkt auf Drehungen um eine Grade, die annähernd durch die Mittelpunkte beider Gelenke hindurchgeht. Bei den oberen Rippen hat diese Linie annähernd transversale Richtung, bei den unteren Rippen bilden beide Axen einen nach hinten offenen stumpfen Winkel. Die Rippen erstrecken sich nach vorn fußwärts zu, d. h. ihr hinteres Ende liegt höher als das vordere. Werden die Rippen gehoben, so beschreibt das vordere Ende bei den oberen Rippen einen Kreisbogen in der Sagittalebene nach ventral- und kopfwärts, bei den unteren Rippen (wegen der Winkelbildung der Drehungsaxen) einen Kreisbogen nach ventral-, kopfwärts und lateral. Es erfährt daher der Thorax im oberen Teil eine Erweiterung im sagittalen Durchmesser, im unteren Teil eine Erweiterung im sagittalen und transversalen Durchmesser und damit eine Vergrößerung seines Umfanges. Diese Bewegung der unteren Rippen wird dadurch möglich gemacht, daß sie nicht fest, sondern, durch Knorpel beweglich, in einem nach oben offenen Winkel mit dem Sternum verbunden sind. Indem sich bei der Hebung der Winkel zwischen Rippenknorpel und Rippenknochen abflacht, nimmt der Rippering an Umfang zu, und das Sternum seinerseits wird dadurch wenig nach kopfwärts, hauptsächlich nach vorn in sagittaler Richtung verschoben. Die Rippenknorpel erfahren zugleich durch die Bewegung der Rippenknochen eine mässige Torsion um ihre Längsaxe. Beim Pferde werden die Rippen ein wenig nach vorn gezogen und der hintere Rand der Rippen etwas nach aussen gewendet; zugleich werden die 10 falschen Rippenpare ein wenig gehoben und fast horizontal zur Wirbelsäule gestellt.

Ausser am Thorax und Abdomen treten noch anderwärts inspiratorische Bewegungen auf, die gar keine Aenderung des Thoraxvolumens bewirken und deshalb begleitende oder konkomitierende

Atembewegungen heißen. Bei jeder Inspiration steigt der Kehlkopf herab hauptsächlich, weil er mit der Trachea bei der Ausdehnung der Lungen und dem Herabsteigen des Zwerchfells herabgezogen wird. Die Stimmritze, die bei ruhigem Atmen mäßig weit offen ist, wird beim energischen Einatmen durch die Mm. crico-arytaenoidei postici erweitert. Auch der weiche Gaumen wird bei jeder etwas tieferen Einatmung in die Höhe gezogen (M. levator veli palatini und uvulae), endlich werden bei Atemnot, bei einigen Individuen schon in der Norm, auch die Nasenflügel bei der Inspiration erhoben (M. levator alae nasi), bei der Exspiration gesenkt (Depressor alae nasi), ein Vorgang, der bei manchen Tieren, z. B. Pferd, Kaninchen, immer in der Norm statthat. Beim Pferde ist dies insofern von Wichtigkeit, als Lähmung der betreffenden Muskeln zu gefährlicher Atemnot führt. Die Erweiterung der Nasenlöcher und der Stimmritze, sowie die Hebung des weichen Gaumens erleichtern den Zutritt der Luft zu den Lungen. Bei höchster Atemnot wird der Mund geöffnet und durch Herabziehen des Unterkiefers die Mundhöhle inspiratorisch erweitert (Luftschnappen). Möglicherweise beteiligen sich auch die glatten Bronchialmuskeln bei der tiefen Atmung durch Veränderung des Lumens der Trachea und der Bronchien.

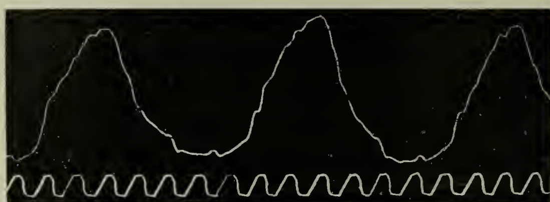
Bedeutung der Nasenhöhle für die Atmung. Beim ruhigen Atmen und bei freien Nasenhöhlen bleibt in der Regel der Mund geschlossen. Der eingesogene Luftstrom streicht durch die Nasen- und Rachenhöhle (Cavum pharyngonasale), bevor er in die Luftröhre tritt, und dies hat nach Aschenbrandt u. a. die wichtige Bedeutung, daß dadurch die Inspirationsluft bis zu etwa 30° C. vorgewärmt und mit Wasserdampf fast bis zur Sättigung beladen wird; so wird eine Reizung der Lungen durch zu kalte oder zu trockene Luft verhütet. Zugleich können der Luft beigemengte Staubpartikelchen u. a. von den labyrinthischen Nasengängen abgefangen und so unschädlich gemacht werden.

Exspiration. Läßt der Druck des Zwerchfells, überhaupt die Zusammenziehung der Inspirationsmuskeln nach, so beginnt die Exspiration. Die ruhige Exspiration ist ein überwiegend passiver Vorgang. Soweit elastische Kräfte angehäuft sind, werden sie frei und streben dem Gleichgewicht zu. Die durch die Inspiration gedehnten Lungen (der Brustwand anliegend) retrahieren sich, wir kommen darauf noch zurück (S. 114); die torquierten Rippen und Rippenknorpel kehren in ihre Gleichgewichtslage zurück, die elastische Spannung der Bauchwandungen läßt nach, die komprimierten Darmgase dehnen sich wieder aus und treiben das Zwerchfell in die Höhe, bei aufrechter Stellung sinkt der gehobene Thorax vermöge seiner Schwere herab. Hierzu kommt, auch in der Norm (Eupnoe), die Tätigkeit der Mm. intercostales interni (S. 108), wodurch die Rippen gesenkt werden. Stellen sich der Exspiration Widerstände entgegen, so treten zu deren Ueberwindung weitere Muskelkräfte ins Spiel; auch werden diese für die energischen Ausatmungen, wie sie beim Sprechen, Rufen, Singen, Blasen

erforderlich sind, fortwährend in Anspruch genommen. Solche Muskeln sind der Serratus posticus inf., der die vier unteren Rippen abwärts bewegt, der Triangularis sterni, der die Knorpeln der 3. bis 6. Rippe herabzieht, endlich der Latissimus dorsi, der bei jedem Hustenstoß mitwirkt. Noch kräftigere Exspiratoren geben die Bauchmuskeln, die Mm. rectus, obliqui und transversus abdominis, sowie der Quadratus lumborum ab, indem sie bei ihrer Kontraktion auf die Baucheingeweide drücken und diese als Stempel gegen das Zwerchfell, das dadurch in die Höhe getrieben wird, verwenden. Die Bauchmuskeln sind es auch, mit deren Hilfe das Sprechen, Rufen, Singen, Blasen etc. zu Stande kommt. Außerdem sind sie bei der Aktion der Bauchpresse (prelum abdominale) ganz wesentlich beteiligt, indem die Bauchmuskeln, die sonst dem Zwerchfell entgegen wirken, also des letzteren Antagonisten sind, mit dem Zwerchfell vereint wirken, um die Kontenta der Bauchhöhle: den Mastdarm, die Harnblase, die schwangere Gebärmutter zu entleeren. Bei der Exspiration wird die Kapazität des Thoraxraumes vermindert.

Formveränderungen des Thorax. Durch die inspiratorische Abflachung des Zwerchfells, durch welche gewissermaßen ein Teil des Bauchraumes zur Thoraxhöhle hinzukommt, wird diese hauptsächlich im Längsdurchmesser von oben nach unten (resp. bei den Vierfüßlern in der Richtung vom Kopf- zum Schwanzende), in den unteren Partien im Tiefendurchmesser: in der Richtung von der Bauch- zur Rückenfläche (sterno-vertebraler Durchmesser) und im Querdurchmesser von rechts nach links (transversaler Durchmesser), ferner durch die Bewegungen der Rippen im Tiefen- und im Querdurchmesser erweitert. Diese Erweiterung ist am geringsten im oberen Teile des Brustkorbes und nimmt nach unten (resp. hinten) successive an Umfang zu. Die Grösse dieser Formveränderungen des Thorax ist einmal nach dem Typus, sodann nach der Tiefe der Atmung verschieden. Bei dem Abdominaltypus findet vornehmlich Zunahme des Längsdurchmessers statt, bei dem Kostaltypus vornehmlich des Quer- und Tiefendurchmessers. Je tiefer die Atmung wird, desto mehr verwischen sich die Unterschiede des Typus, und es nimmt die Vergrösserung des Tiefen- und Querdurchmessers auf Kosten derjenigen des Längsdurchmessers zu. Der obere Brustumfang, mitttelst eines Meßbandes bestimmt, beträgt in der Ruhestelluug des Thorax: dicht unter den Armen bei Männern 84, bei Weibern 79 cm, der mittlere Brustumfang: in der Höhe des Schwertfortsatzes 82 bezw. 76 cm; nach tiefster Inspiration 8 bezw. 7 cm mehr. Der Tiefendurchmesser mittelst des auf das Brustbein bezw. die Linea alba und die Dornfortsätze der Wirbel aufgesetzten Tasterzirkels gemessen, nimmt nach Sibson beim ruhigen Einatmen, auf dem Brustbein gemessen, nur ganz unerheblich, auf der Mitte des Bauches gemessen, um $^3/_4$ bis kaum 1 cm zu; bei tiefer Inspiration fast um 3 cm. Beim Pferde bestimmte Colin die Zunahme des Längsdurchmessers der Brusthöhle beim ruhigen Atmen zu 10—12 cm, die des Querdurchmessers

Fig. 28.

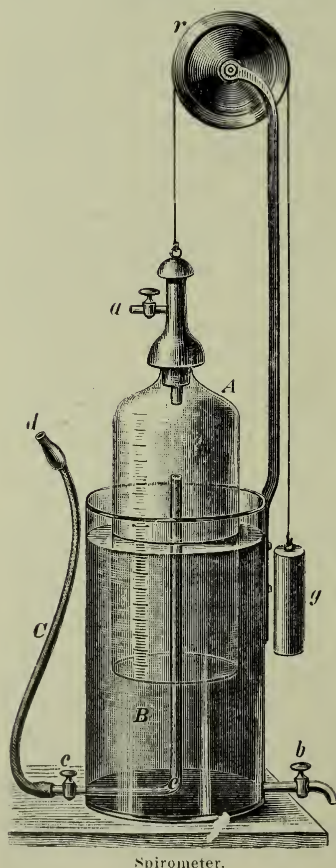


Atembewegungen des Menschen. Registriert mittelst Luftkissen vom Thorax aus und Luftübertragung nach Marey. Die kleinen Erhebungen darauf rühren her von den herzsystolischen Erschütterungen der Brustwand. Die untere, kleine Kurve gibt die Zeit an; 1 Stimmgabel-Schwingung = $^1/_2$ Sek.

zwischen dem 11. und 12. Rippenpaar zu 3 cm.

Zur Aufzeichnung der respiratorischen Thoraxbewegungen bedient sich Knoll eines flaschenförmigen Kautschuksackes, der in der Oberbauchgegend um den Leib geschnallt u. mit einer Marey'schen Registriertrommel (s. Fig. 9, T, S. 37) verbunden wird, „Pneumograph". Bei der Einatmung (Fig. 28) geht der Schreibhebel aufwärts, bei d. Ausatmung abwärts, und zwar sind die Exkursionen um so größer, je stärker u. tiefer d. resp. Phasen sind.

Fig. 29.



Spirometer.

Die Grösse der ein- und ausgeatmeten Luftmenge ist zuerst von Hutchinson (1849) mittels des Spirometers (Fig. 29) bestimmt worden. Das Spirometer, eine Art Gasometer, besteht aus einem unten offenen und durch ein über eine feste Rolle r laufendes Gewicht g äquilibrierten Blech- oder Glaszylinder A, der in einem größeren mit Wasser gefüllten, oben offenen Zylinder B schwimmt. Letzterer wird seiner ganzen Höhe nach von einem Metallrohr e durchsetzt, das unten heraustretend und mit einem Hahn c versehen in einen Kautschukschlauch C übergeht, der in ein Mundstück d von Hartgummi oder Elfenbein endet. In dieses atmet die Versuchsperson hinein und treibt so durch die ausgestoßene Luft den Zylinder A in die Höhe; das Volumen der ausgeatmeten Luft läßt sich an der auf A eingeätzten Teilung direkt ablesen. Das Spirometerwasser muß etwa 36° C. warm sein, weil sonst infolge der Volumenabnahme der Gase und Kondensation des Wasserdampfes große Fehler entstehen (Koeßlin und Gebhard). Mag man noch so tief ausätmen, als nur möglich, nie kann man die Lungen luftleer, „atelektatisch", machen, immer bleibt noch eine

gewisse Menge Luft in den Lungen zurück, weil diese, wie wir sehen werden, stets über ihr natürliches Volumen ausgespannt erhalten werden. Diejenige Luftmenge, welche unter allen Umständen in den Lungen zurückbleibt, nennt man die „rückständige Luft“ oder „Residualluft“; die mittlere Größe derselben, gewöhnlich zu 1600 ccm angegeben, aber nach Gréhant und L. Hermann nur 620 bis 920 ccm, nach neueren Versuchen von Durig 1000—1250 ccm betragend, entspricht dem kleinsten Volumen des Lungenhohlraums beim lebenden Menschen. Demgegenüber ist der Betrag der Luft, welche man bei der gewöhnlichen ruhigen Atmung einnimmt und ausgibt, die Atmungsluft höchstens etwa 500 ccm. Diejenige Luftmenge ferner, welche man nach ruhiger Einatmung durch angestrengte Einatmung noch weiter aufnehmen kann, die „Komplementär- oder Ergänzungsluft“, beträgt etwa 1600 ccm; diejenige Luftmenge, welche man nach ruhiger Ausatmung durch forzierte Exspiration noch weiter ausstoßen kann, die „vorrätige oder Reserveluft“, beträgt ebenfalls etwa 1600 ccm. Sie kommt uns wesentlich zustatten, wenn, wie beim Sprechen, Singen etc., eine verstärkte Exspiration notwendig wird. Die Summe dieser drei Größen: Komplementärluft + Atmungsluft + Reserveluft, stellt also diejenige Luftmenge dar, welche wir nach tiefster Einatmung durch tiefste Ausatmung ausstoßen können: sie gibt die Differenz zwischen dem größtmöglichen und kleinstmöglichen Lungenvolumen am lebenden Menschen an. Diese Größe wird durch das Spirometer gemessen, man nennt sie nach Hutchinson „Vitalkapazität“. Sie beträgt nach Obigem im Mittel etwa 3700 ccm; sie ist bei Frauen geringer als bei Männern; ferner bei Individuen desselben Geschlechts von der Körperlänge und vom Brustumfange abhängig, und zwar ist sie um so größer, je größer die Körperlänge und der Brustumfang, gemessen unter den Brustwarzen, ist. Weiter ist sie abhängig von der Ausdehnungsfähigkeit der Lungen, der Energie der Atemmuskeln, der Elastizität der Rippenknorpeln u. s. w. Ein Teil der „Atmungsluft“ kommt für den Gaswechsel in den Lungen nicht zur Verwertung, weil er nicht in die Lungenalveolen gelangt, sondern in den Luftkanälen: Nase, Trachea und Bronchien bleibt. Die Größe dieses „schädlichen Raumes“ ist beim Menschen nach A. Loewy auf 100 bis 150 ccm zu veranschlagen.

An Stelle des Spirometers benutzt man heutzutage gewöhnlich die Gasuhr. Mit Hilfe derselben hat Zuntz die Atmungsluft des Pferdes bei Ruhe zu 4—5 Liter (bei 10 Respirationen in der Minute) festgestellt. Nach Sussdorf soll die Residualluft beim Pferde mindestens 7 Liter (im Mittel 12 Liter), die Vitalkapazität 25—30 Liter betragen.

Als Maß für die Ventilations- oder Atmungsgröße gilt die in der Minute aufgenommene Luftmenge; sie ergibt sich durch Multiplikation der Atmungsluft mit der Zahl der Respirationen in der Minute und beträgt für den ruhenden Menschen nach Katzenstein 5—7 Liter, für das Pferd bei Ruhe nach Zuntz 30—50 Liter. Bei Tätigkeit kann, je nach der Intensität der Arbeitsleistung, die Atemgröße auf das 2—5fache ansteigen.

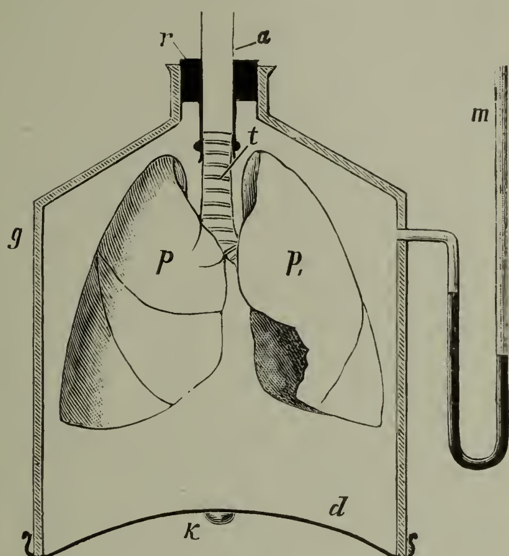
Die Atemgröße kann auch mittelst des Aëroplethysmographen (Atemvolumenschreiber) von Gad bestimmt werden, der zunächst dazu dient, Frequenz und Atemlage (Stellung in Inspiration oder Exspiration) anzugeben. Die Luftröhre des Versuchstieres wird mit einem durch Wasser abgesperrten, beweglichen Luftraum verbunden, dessen durch die Ein- und Ausatmung bewirkte Volumenschwankungen auf einen Hebel übertragen werden, der dieselben in vergrößertem Maßstabe aufzeichnet. Die Größe der Ausschläge wird empirisch geeicht.

Formveränderungen der Lungen. Die Lungen liegen innerhalb der Brusthöhle luftdicht ohne Befestigung den Brustwandungen an, sodaß zwischen dem serösen Ueberzug des Zwerchfells und der Rippenwand (Pleura diaphragmatica und costalis) und demjenigen der Lungen selbst (Pleura pulmonalis) nur eine kapillare Flüssigkeitschicht vorhanden ist; an dem ganzen unteren Umfange des Thorax bis zu einer gewissen Höhe sind beide in unmittelbarer Berührung, hinten in größerer Ausdehnung als vorn. Die Lungen befinden sich selbst nach tiefster Exspiration in einem über ihr natürliches Volumen ausgedehnten Zustande, und zwar ist dies nicht nur im Leben, sondern auch noch an der Leiche der Fall, so lange die Brustwandungen unversehrt sind, und daher der Atmosphärendruck durch die starren Brustwandungen in den kapillaren Pleuraspalt nicht eintreten kann. Legt man eine penetrierende Brustwunde, ohne Verletzung der Lungen selbst, an, sodaß Außenluft zwischen Rippen- und Lungenpleura eindringt (ein Zustand, den die Pathologen als „Pneumothorax“ bezeichnen), so retrahieren sich die Lungen nach ihren Wurzeln hin gegen die Wirbelsäule, kollabieren und stoßen die in ihnen noch enthaltene „rückständige“ Luft aus, aber nicht vollständig. Wirklich luftleer, „atelektatisch“, ist nur die Lunge des Fötus, da er noch nicht geatmet hat (S. 116). Ungeachtet ihrer Elastizität können die Lungen bei geschlossener Brustwandung sich nicht auf ihr natürliches Volumen retrahieren, weil der Luftdruck durch Trachea und Bronchien gegen den Nulldruck des luftleeren Spaltes zwischen Außenfläche der Alveolen und der Innnenfläche der Thoraxwand auf dem Binnenraum der Alveolen lastet. Die elastische Kraft der Lungen in Exspirationstellung, an der Leiche durch ein mit der Trachea luftdicht verbundenes Manometer gemessen, auf dessen Quecksilbersäule die bei Eröffnung des Pleuraraums von den sich retrahierenden Lungen ausgestoßene Luft wirkt, beträgt nach Donders (1853) an der menschlichen Leiche 6 mm Hg, erreicht im lebenden Körper nach Aron wahrscheinlich einen etwas geringeren Wert 5 mm Hg $= {}^1/_{125}$ Atmosphärendruck und kann bis auf 30 mm Hg anwachsen, wenn die Lungen vor der Messung stark aufgeblasen waren. Nach Sußdorf sind auch beim Pferde die Werte für den Donders'schen Druck nicht wesentlich höher.

Gegenüber dieser elastischen Zugkraft ist, wie erwähnt, der Druck der Binnenluft in den Lungen, da diese mittels der Luftröhre und der Nasenrachenhöhle mit der Außenluft kommuniziert.

gleich dem Atmosphärendruck. Wird der Thoraxraum bei der Inspiration erweitert, so müssen dieser Erweiterung die hermetisch eingefügten Lungen folgen, also wird, wenn wir uns für den Augenblick die Luftröhre an der Stimmritze abgeschlossen vorstellen, die Spannung der Lungenluft sinken. Es muß deshalb bei offener Stimmritze in die erweiterten Lungen so lange die atmosphärische Luft durch Nasenrachenhöhle und Luftröhre eindringen, bis der Druck der Lungenluft ebenso groß geworden, als der zeitige barometrische Druck der Atmosphäre. Bei der Inspiration saugen also die erweiterten Lungen Luft von außen ein, wie dies in überzeugender Weise der Versuch von Donders lehrt (Fig. 30), bei dem der Thoraxraum durch die Glasglocke g vorgestellt wird, die unten durch eine das Zwerchfell ersetzende Kautschukmembran d abgeschlossen ist, während den Kautschukstopfen r eine Glasröhre a durch setzt, die an ihrem inneren Ende mit der Luftröhre t und den Lungen p p_1 verbunden ist. Wird mittels des Knopfes k die Membran heruntergezogen, sodaß sie nunmehr konvex nach außen hervorragt, so folgen diesem Erweiterungszuge die Lungen und saugen durch a Luft von außen ein. Infolge dieser Dehnung der Lungen muß nun auch ihre elastische Spannung, die der Volumenzunahme Widerstand leistet, zunehmen und zwar bei einer gewöhnlichen Inspiration nur von 5 mm in Exspirationstellung (S. 114) auf 7 mm Hg, bei möglichst tiefer Einatmung dagegen bis zu 30 mm Hg; so wird hier eine beachtenswerte Kraft aufgespeichert, die, sobald die Wirkung der Inspirationsmuskeln nachläßt, die Rückkehr der Brustwandungen und des Zwerchfells aus der Inspirationstellung in die Exspirationstellung (S. 106) unterstützt. Indem sich die Lungen bei der Exspiration auf ein kleineres Volumen retrahieren, wird die Luft in eine vermehrte Spannung versetzt, und da die Lungenluft mittels Luftröhre und Nasenrachenhöhle mit der Atmosphäre kommuniziert, dringt Luft aus den Lungen nach außen, und zwar so lange, bis die Spannung

Fig. 30.



Versuch von Donders.

der Lungenluft sich wieder mit der der Außenluft ins Gleichgewicht gesetzt hat. Dies läßt sich am Modell so zeigen, daß man den herabgezogenen Knopf k freigibt, dann federt das künstliche Zwerchfell d in die Lage der Fig. 30 zurück, die Lungen retrahieren sich demensprechend und stoßen Luft durch a heraus.

Beim Fötus ist die Lunge vollständig luftleer, „atelektatisch"; bei Eröffnung der Thorax zieht sie sich nicht zurück, zeigt keinen Donders'schen Druck und übt daher keine Aspiration (S. 119) aus. Mit dem ersten Atemzug dringt Luft in sie ein, und es kommt dann allmählich zu einer dauernden Ueberdehnung der Lungen, wahrscheinlich weil der Thorax schneller wächst als die Lunge. Ein einmal mit Luft erfülltes Lungengewebe lässt sich mechanisch niemals vollständig atelektatisch machen. Das beruht nach L. Hermann darauf, daß beim Zusammendrücken oder Zusammenfallen der Lungen die Alveolargänge an ihrer engsten Stelle verschlossen werden und damit der noch in den kleinsten Alveolen befindlichen Luft, „Minimalluft", den Ausgang versperren. Dies dient in der gerichtsärztlichen Praxis bei der sogen. Lungenprobe zur Unterscheidung, ob eine Neugeburt geatmet hat oder nicht; im ersten Fall schwimmt die herausgenommene Lunge wegen der darin befindlicqen Minimalluft auf dem Wasser, im letzteren sinkt sie unter.

Ueber die Druckverhältnisse bei der Atmung geben die Untersuchungen von Donders, Waldenburg u. a. Aufschluß. Bei der Inspiration muß nicht allein der mit der Tiefe der Einatmung zunehmende elastische Widerstand der Lungen überwunden werden, sondern auch die Schwere des ganzen Brustkastens, die Elastizität der torquierten Rippen etc. Zur Bestimmung dieser Kraft verbindet man den einen Schenkel eines Quecksilbermanometers, „Pneumatometer", luftdicht mit einer oder beiden Nasenöffnungen und aspiriert das Quecksilber statt der Luft bei der Inspiration. Man findet dann für die langsame tiefe Inspiration einen Einatmungsdruck von —30 bis —75 mm Hg, für die forzierte Inspiration bis 120 mm Hg, bei gewöhnlicher ruhiger Atmung nur —1 mm Hg. Wird umgekehrt in das Manometer exspiriert, so erhält man den (positiven) Ausatmungsdruck der bei forzierter Exspiration 80 bis 150 mm Hg beträgt; bei ruhiger Ausatmung ist der Druck nur auf 2 bis 3 mm Hg zu schätzen. Diese Werte stellen die Summe des von den sich retrahierenden Lungen und von den Exspirationsmuskeln ausgeübten Druckes vor.

Die Bewegung der Lungen läßt sich am lebenden Kaninchen nach gehöriger Freilegung der Rippenpleuren direkt beobachten. Man sieht die hellrosenroten Lungen sich entsprechend der Formveränderung des Thorax auf- und abbewegen. Im Zustande der äußersten Exspiration liegt die Pleura diaphragmatica der Pleura costalis da, wo beide am unteren Umfange des Thorax aneinanderstoßen, mit einem mehr oder weniger breiten Saume an. bei der Inspiration schieben sich die unteren Lungenränder zwischen beide Pleurablätter ein. Der untere Lungenrand des Menschen reicht bei der Inspiration vorn bis zur 7. Rippe, also um einen Interkostalraum tiefer als bei der Exspiration und kann zu seiten

der Wirbelsäule sogar die 11. Rippe erreichen. Die vorderen medialen Lungenränder nähern einander bei jeder Inspiration dermaßen, daß sie bei tiefer Einatmung den größeren Teil des Herzbeutels überdecken, während sie bei der Ausatmung wieder zurückweichen, sodaß nun ein größerer Teil des Herzbeutels der Brustwand direkt anliegt. Sehr wenig beweglich sind die Lungenspitzen, und unbeweglich die der Wirbelsäule anliegenden Lungenwurzeln. Beim Menschen und bei größeren Tieren bis zu Hund und Katze hinunter kann man ohne Verletzung der Brustwand die Grenzen der Lungenausdehnung durch Beklopfen der Brustwand, durch die sog. Perkussion, feststellen. Die Resonanz, welche die Brustwand beim Anschlagen gibt, entscheidet darüber, ob Gase, Flüssigkeiten oder Körper von mehr oder weniger kompakter Substanz unmittelbar darunter liegen. Es entsteht nämlich der laute Perkussionschall des Thorax wesentlich durch die Schwingungen der Luft in den Lungenalveolen, zum kleinen Teil durch die Schwingungen der Brustwand selbst. Da nun lufthaltige Körper einen lauten, Flüssigkeiten und feste Körper einen gedämpften bis dumpfen Ton geben, so läßt sich durch die Perkussion ermitteln, ob unter der betreffenden angeschlagenen Stelle der Brustwand lufthaltige Lunge oder ein solider Körper, wie das Herz bezw. die Leber liegt. Die Perkussion lehrt nun, daß auch bei den übrigen Säugetieren, in gleicher Weise wie beim Kaninchen, die unteren Lungenränder bei jeder Inspiration herabsteigen und zwar hinten weit tiefer als vorn, und daß die vorderen medialen Lungenränder sich über den Herzbeutel mehr oder weniger stark vorschieben.

Atmungsgeräusche. Legt man das Ohr an die Brustwand eines ruhig atmenden Menschen oder Tieres, so hört man ein leises schlürfendes Geräusch, ähnlich dem Geräusch, das entsteht, wenn man bei verengter Mundspalte langsam Luft einzieht, oder wenn man f ausspricht. Dieses die Inspiration begleitende Geräusch entsteht durch die Reibung der einströmenden Luft an der Wand der Lungenbläschen (früher als vesiculae pulmonum bezeichnet) „vesikuläres Atmungsgeräusch“. An der Wirbelsäule über den Lungenwurzeln sowie über der Luftröhre und dem Kehlkopf hört man dagegen ein hauchendes Geräusch, wie beim tonlosen Aussprechen von h oder ch, infolge des Einströmens und Blasens der Luft in den großen Bronchien am Lungenhilus sowie in der Luftröhre „bronchiales (resp. tracheales) Atmungsgeräusch“.

Rhythmus und Frequenz der Respiration. Der Rhythmus der Atemzüge läuft so ab (Fig. 28, S. 112), daß an jede Inspiration sich die Exspiration unmittelbar anschließt, worauf sich das nämliche Spiel: Inspiration, Exspiration wiederholt. Beim ruhigen ununterbrochenen Atmen des wachenden Menschen scheint eine eigentliche Pause, d. h. ein Intervall, während dessen der Brustkorb völlig ruht, nicht vorzukommen, höchstens daß im Beginn der Inspiration die Thoraxerweiterung so langsam erfolgt, daß ein nur wenig ansteigendes, fast horizontales Stück sich im

Pneumogramm vorfindet. Bei ruhiger Atmung ist die Exspiration etwa um $^1/_6$ länger als die Inspiration.

Aus dem Pneumogramm berechnet sich nach Sussdorf die Dauer der Inspiration zu der der Exspiration beim Hund wie 1 : 1, beim Schaf wie 3:2, und beim Pferd sogar wie 2 : 1; hier ist also die Inspiration mindestens eben so lang und äußersten Falles doppelt so lang als die Exspiration. Beim Pferde scheint eine ganz kurze, beim Hunde eine etwas längere Atempause der Norm zu entsprechen.

Die Atembewegungen sind, wie vorläufig nur als Tatsache angeführt sein mag, teils dem Willen unterworfen, teils ihm entzogen. Man kann nach Belieben tief oder weniger tief, häufiger oder weniger häufig atmen; indes lassen sich solche Aenderungen nur kurze Zeit fortsetzen. Die Zahl der Atemzüge, „Atemfrequenz", variiert bei den verschiedenen Säugetieren: doch trifft, wie bei der Frequenz des Herzschlages (S. 48), auch hier das Gesetz zu, daß je größer das Tier, desto kleiner die Atemfrequenz desselben ist. Beim Pferd beträgt die Zahl der Atemzüge in der Minute 6—10, beim Rind 10—15, beim Schaf und Ziege 12—20, beim Menschen 12—19, im Mittel 16, bei Hunden (je nach der Größe) 28—15, bei der Katze 20—30, beim Kaninchen 50—60, bei Ratten und Meerschweinchen 100—150, endlich beim Walfisch 4—5. Die Herzfrequenz ist im Durchschnitt das $3^1/_2$ bis 4fache der Atemfrequenz. Dem allgemeinen Gesetze folgend, ist die Zahl der Atemzüge bei Kindern größer als bei Erwachsenen, bei jungen Fohlen beträgt sie 10—13, beim Kalb 18—20 in der Minute. Der Einfluß des Alters, der sich zum Teil mit dem der Körperlänge deckt, ist beim Menschen nach Quetelet folgender:

Beim Neugeborenen	44 Atemzüge,
Um das 6. Lebensjahr	26 „
Zwischen 15. und 25. Jahr . . .	20—18 „
„ 25. und 30. „ . . .	16 „
Um das 40. Jahr	17 „

Im höheren Alter steigt die Atemfrequenz noch etwas an. Sehr wesentlich wird die Atemfrequenz von der Körperstellung beeinflußt: am niedrigsten im Liegen, steigt sie im Sitzen, noch mehr beim Stehen an. Angestrengte Muskeltätigkeit: schwere körperliche Arbeit, Laufen, Springen, etc. beschleunigt die Atemfrequenz außerordentlich. So steigt die Zahl der Atemzüge des Pferdes beim Trab bis auf 50, beim Galop sogar auf 60, ebenso beim schnell laufenden Menschen auf das 3—4 fache der Norm. Wie die Herzfrequenz und die Menge der ausgeatmeten Kohlensäure, zeigt auch die Atemfrequenz eine tägliche periodische Schwankung: am geringsten ist sie Nachts, steigt am Morgen und während des Vormittags ein wenig an, erreicht nach der Mittagsmahlzeit ihr Maximum und sinkt am Abend wieder ab.

Einfluß der Atmung auf den Kreislauf. Donders (1853) hat zuerst scharfsinnig entwickelt, daß die elastische Kraft, mit der die innerhalb der Brusthöhle über ihr natürliches Volumen ständig

ausgedehnten Lungen, sobald sie freigelegt werden, zu ihrem natürlichen Volum zurückzukehren streben (S. 114), bei geschlossenem Thorax an dessen Wandungen und Hohlorganen einen ihr äquivalenten Zug ausüben muß, „Saugkraft oder Aspiration der Lungen“. Die Luftfläche der Lungen ausgenommen, steht daher der Gesamtinhalt der Brusthöhle: Pleuraraum, Mediastinum sowie die in beiden verlaufenden Gefäße und das Herz unter den Atmosphärendruck, vermindert um die der elastischen Spannung der Lungen entsprechende Druckgröße. Jacobson und Adamkiewicz haben diesen intratorakalen Druck bei Schafen, Hunden und Kaninchen zu —3 bis —5 mm Hg gefunden. Die Größe dieses Zuges wächst mit dem Grade der Aufblähung der Lungen: im Zustande der tiefsten Exspiration, wenn die Lungen sich ihrem natürlichen Volumen so weit als überhaupt möglich genähert haben, erreicht dieser Zug oder negative Druck sein Minimum; im Zustand der tiefsten Inspiration erreicht er sein Maximum, so beim Kaninchen nach Rosenthal —20 mm Hg. Auch dies läßt sich deutlich am Donders'schen Modell (Fig, 30, S. 115) vorführen. Das mit dem Thoraxraum kommunizierende, mit Quecksilber oder Wasser gefüllt Manometer m zeigt schon in der Exspirationslage (wie in Fig. 30) einen intrathorakalen negativen Druck an, indem die Flüssigkeit im kürzeren Schenkel höher steht als im längeren, und dieser negative Druck wächst zu um so größeren Werten an, als durch inspiratorisches Herabsteigen (bezw. Herabziehen) des (künstlichen) Zwerchfells d das Lungenvolumen mehr und mehr zunimmt.

Bei ruhiger Inspiration beträgt der elastische Zug der inspiratorisch gedehnten Lungen 7 mm Hg (S. 115), somit beträgt der auf den Organen der Brusthöhle lastende Druck, den zeitigen Atmosphärendruck zu 760 mm Hg angenommen, 760—7 oder nur 753 mm Hg. Bei ruhiger Exspiration ist der elastische Zug der Lungen 5 mm Hg, also lastet während ruhiger Exspiration auf den Organen der Brusthöhle ein Druck von 760—5 = 755 mm Hg. Folglich stehen bei ruhiger Atmung während In- und Exspiration die im Thorax gelegenen Blutgefässe unter einem Druck, der kleiner ist, als der auf den Blutgefäßen außerhalb des Thorax lastende. Es muß daher eine Aspiration des Blutes aus den extrathoracischen Blutgefäßen stattfinden. Diese Aspiration ist für die Blutbewegung durch die Leber (vergl. Fig. 6, S. 31) von besonderer Bedeutung. Die aus den Kapillaren des Magens, der Milz und des Darmrohres hervorgehenden Vv. mesentericae und lienalis sammeln sich zum Pfortaderstamm, und dieser geht in der Leber von neuem in ein Kapillarsystem über, aus dem die Vv. hepaticae entstehen, welche in die V. cava inferior einmünden. Es wird daher in der Leber das Blut nur langsam zirkulieren. Bei der Inspiration wird einmal das Blut der V. cava inferior und somit auch das der Lebervenen angesogen, zugleich aber auch seitens des herabsteigenden Zwerchfells und der sich spannenden Bauchwände der Druck auf die Leber zunehmen; beide Momente.

die Aspiration des Lebervenenblutes und die Kompression der Leber müssen die träge Blutbewegung durch die Leber zweckmäßig fördern.

Unter diesem negativen Druck steht auch der Brustgang des Lymphgefäßsystems (Ductus thoracicus); infolge dessen wird, wie uns später noch beschäftigen wird, die Lymphe vom Darm und den Extremitäten nach dem Brustgang hin angesogen. Ebenso wird der negative Druck innerhalb der Brusthöhle, indem er die Wandungen der Herzhöhlen von einander zu entfernen strebt, die diastolische Füllung der Herzhöhlen fördern (S 43). Es werden somit bei ruhiger Atmung Blut und Lymphe dauernd aspiriert mit einer Kraft, welche während der Inspiration ihr Maximum, während der Exspiration ihr Minimum erreicht. Diese Aspiration würde, so sehr sie die zentripetale Blutbewegung in den Venen fördert, die zentrifugale Strömung in den Arterien eher stören, indessen wirkt sie auf das starre Rohr der Pulmonalis und besonders der Aorta und auf die dickwandigen Herzkammern viel weniger als auf die schlafferen Venen und die dünneren Vorkammern; sodann kommt ihre Kraft, bei dem relativ kleinen Wert der Druckschwankungen im Verhältnis zum Gesamtdruck in den Arterien als hemmendes Moment kaum in Betracht. Doch machen sich auch schon bei ruhiger Atmung diese respiratorischen Schwankungen der Blutströmung in Bezug auf den Blutdruck in den Arterien mehr oder weniger geltend. Da, wie Einbrodt (1860) zuerst angegeben und Zuntz sowie de Jaager weiter ausgeführt haben, die durch die Exspiration gesetzte Steigerung des intrathoracischen Druckes verminderte Blutzufuhr, umgekehrt bei der Inspiration die Erniedrigung jenes Druckes vermehrte Zufuhr zu beiden Herzhälften zur Folge hat, so steigt auch bei der Inspiration der arterielle Blutdruck an und sinkt bei Exspiration ab. Dementsprechend zeigen sich bei ruhiger, nicht angestrengter Atmung in der am Kymographion verzeichneten Kurve des Blutdruckes (s. Fig. 22, S. 69) Erhebungen entsprechend den Inspirationen und Senkungen entsprechend den Exspirationen; es sind dies die sog. Atmungsschwankungen des Blutdruckes.

Anders liegen die Verhältnisse bei angestrengter tiefer Atmung. Hier wird die aspiratorische Kraft größer, indem der elastische Zug der Lungen auf 20 bis 30 mm Hg wächst, somit wird der auf den intrathoracischen Gefäßen lastende Druck noch niedriger als bei ruhiger, gewöhnlicher Einatmung. Bei forzierter Exspiration dagegen kann der Ausatmungsdruck bis 100 mm Hg den Atmosphärendruck überbieten (S. 116), während die elastische Spannung der Lungen ihren Minimalwert, —6 mm Hg erreicht, sodaß auf dem Herzen und den intrathoracischen Gefäßen ein Druck von $760 + 100 - 6 = 854$ mm Hg lastet, der also erheblich größer ist als der Atmosphärendruck. Hier muß das Einströmen von Blut aus den extrathoracischen Gefäßen ins Herz erheblich erschwert sein. An den am Halse oberflächlich gelegenen Venen sieht man daher bei energischen Exspirationen einen mit diesen synchronen Puls, den Pulsus venosus, indem infolge der gehemmten Entleerung des Blutes der

Halsvenen diese zur Zeit der Exspiration anschwellen, sich dafür aber bei den darauf folgenden tiefen Inspirationen vollständig entleeren. Ist daher die Exspiration erschwert, sei es physiologisch beim Außeratemsein oder beim Blasen, Singen, bei Aktion der Bauchpresse, oder pathologisch bei Verengerung der Luftwege u. a., so kommt es leicht zur Stauung der Blutbewegung in den Venen und infolge davon zuweilen zu Gefäßzerreißungen.

Mit der Aspiration des Blutes seitens des Thorax hängt eine zuweilen bei Operationen am Halse gemachte Erfahrung zusammen. Beim Anschneiden eines großen Venenstammes, z. B. der V. jugularis ext. oder axillaris, zumal wenn diese durch die mit ihrer Scheide verbundenen Fascien gespannt erhalten werden, dringt Luft ein, die, aus dem rechten Herzen in die Lungenarterie eingetrieben, durch Verstopfung der Lungenkapillaren zuweilen fast momentan zum Tode führt.

Endlich begünstigt die Aspiration der Lungen ebenfalls den kleinen Kreislauf. Nach Quincke, Pfeiffer u. A. sind einmal die Blutgefäße der lufthaltigen Lunge weiter als die der atelektatischen, sodann werden bei jeder Inspiration vermöge des nun stärker negativen intrathorakalen Druckes die dünnwandigen Pulmonalvenen, wie schon erwähnt, erheblich erweitert, während die verhältnismäßig starren Arterienwandungen kaum beeinflußt werden. Die Stromgeschwindigkeit des Blutes in den Lungengefäßen erfährt eine inspiratorische Beschleunigung, sodaß auch aus diesem Grunde während der Inspiration dem linken Ventrikel mehr Blut zufließt (S. 120) als während der Exspiration.

4. Die Verdauung.

Notwendigkeit der Stoffaufnahme von außen. Folgen des Hungerns. Bei der Lehre von der Atmung haben wir gesehen, daß das Blut im Lungenkreislauf zwar Sauerstoff aus der atmosphärischen Luft aufnimmt, dafür aber Kohlensäure abgibt, und daß außerdem von der Lungen- und Hautoberfläche eine reichliche Menge Wasser nach außen abdunstet. Selbst wenn nur diese Ausscheidungen beständen — und wir werden weiterhin sehen, daß auch noch von anderen Stellen des Tierkörpers reichlich Stoffe nach außen eliminiert werden — würde infolge jener Ausgaben der Organismus an Kohlenstoff und Wasser verarmen. Das Bedürfnis nach stofflichem Ersatz für diese Verluste an Wasser und festen Stoffen wird mittels eines fein abgestimmten nervösen Mechanismus, durch das Auftreten der „Hunger- und Durstgefühle“ den Tieren subjektiv wahrnehmbar. Der Substanzverlust, den der Körper durch jene Ausgaben erleidet, macht sich schon im groben durch die Abnahme des Körpergewichts bemerklich. Es muß daher für die verbrauchten und aus dem Körper ausgeführten Stoffe, soll der Organismus auf seinem stofflichen Bestande bleiben, Ersatzmaterial von außen eingeführt werden. Dem entspricht auch die alte Er-

fahrung, daß Tiere, denen kein stofflicher Ersatz von außen zugeführt wird, die man „hungern" läßt, ausnahmslos bald früher, bald später zu Grunde gehen. Chossat (1843), dem wir ausgedehnte Versuche über den Hungerzustand, die Inanition verdanken, hat ermittelt, daß im allgemeinen die Tiere sterben, wenn infolge der Ausgaben, die der Organismus erleidet, ihr Körpergewicht auf etwa $^3/_5$ gesunken ist; aber die Zeitdauer, innerhalb deren diese untere Grenze erreicht wird, ist bei Säugetieren, Vögeln und Kaltblütern verschieden, bei letzteren am größten. Schlangen können ein halbes Jahr, Frösche ein ganzes Jahr hungern. Hunde sollen bis zu 6 Wochen, Pferde, Katzen und Menschen bei größter Körperruhe etwa 4 Wochen ohne Speise und Trank leben können. Bemerkenswert ist es, daß die kleinen Säugetiere, so Meerschweinchen und Ratten, die Inanition nur wenige (3—9) Tage überleben; etwas größere Tiere wie Kaninchen erliegen günstigenfalls dem Hunger erst am 19. Tage. Wird den Tieren Wasser gereicht, so ertragen sie das Hungern länger: Menschen 5—8 Wochen, Hunde bis zu 9, ausnahmsweise auch 14 Wochen. Ganz junge Individuen sterben beim Hungern eher als Erwachsene. Junge Hunde und Katzen sterben schon, wenn sie $^1/_3$ ihres Körpergewichts verloren haben, ganz junge Hunde schon nach einem Verlust von nur $^1/_5$ ihres Körpergewichts. Kinder unterliegen dementsprechend dem Hungertode viel früher als Erwachsene, meist schon am 5. Tage; am längsten ertragen ältere Leute, vorausgesetzt, daß sie nicht schon an sich zu sehr heruntergekommen sind, die Nahrungsentziehung. An diesem Gewichtsverlust sind nicht alle Gewebe in gleicher Weise beteiligt. Der stärkste Verlust trifft das Fett, von dem 93 bis 97 pCt. verschwinden; einen starken Verlust erleiden Drüsen (bes. Leber) und Muskeln (40—50 pCt.), weniger die Knochen (10 bis 14 pCt.), fast unversehrt bleibt Gehirn und Rückenmark (2—3 pCt. Verlust).

Nahrungstoffe. Da es keinen Bestandteil des Körpers gibt, der nicht fortwährend dem Verbrauch unterliegt und aus dem Körper ausgeschieden wird, so muß, soll nirgends ein Defizit sich einstellen, auch notwendigerweise ein jeder dieser Bestandteile dem Körper wieder zugeführt werden. Dies geschieht durch die Nährstoffe, welche die Tiere aufnehmen. Unter Nährstoff oder Nahrungstoff versteht man eine Substanz, die mit einem für die Zusammensetzung des Körpers notwendigen Stoffe chemisch identisch oder ihm stofflich gleichwertig ist. Solche Nährstoffe sind: Wasser, Mineralsalze, Eiweiß, Fette und Kohlehydrate, endlich der Sauerstoff der Luft. Als Nahrungsmittel bezeichnet man einen in der Natur vorkommenden oder technisch hergestellten Komplex von allerlei Nährstoffen, z. B. Fleisch, Eier, Brod. Eine Nahrung endlich ist ein Gemisch von Nährstoffen und Nahrungsmitteln, das den Bestand des Körpers völlig erhalten kann.

Wasser ist dem Körper unentbehrlich schon wegen der großen

Verluste, die er durch die Atmung und andere Ausscheidungen (Harn, Schweiß) beständig daran erleidet.

Reines Wasser, Quell- oder Brunnenwasser, ist farb- und geruchlos; es entstammt den atmosphärischen Niederschlägen, welche die an Kohlensäure reichen Bodenschichten durchsickernd sich mit Kohlensäure beladen und dadurch befähigt werden, die im Boden verbreiteten Erdkarbonate (kohlensaurer Kalk und Magnesia) als saure Karbonate in Lösung überzuführen. Enthält das Wasser Calciumkarbonat in nicht unerheblicher Menge, so bezeichnet man es als „hart". Ein größerer Gehalt an Chlornatrium, Ammoniak und salpetriger Säure weist auf Verunreinigung des Wassers durch Zersetzungsprodukte organischer Stoffe, häufig tierischer Dejektionen, hin, wie dies nicht selten der Fall ist bei Brunnen, die sich in der Nähe von Dungstätten, Kloaken u. a. befinden. Solches Wasser kann durch die gleichzeitig hinein gelangten Krankheitskeime (Bakterien) die Ursache epidemischer Krankheiten werden.

Die organischen Nährstoffe zerfallen in N-haltige und N-freie. Zu den ersteren gehört die Gruppe der einfachen Eiweißkörper (S. 13), die Proteine und Proteide, und die ihnen nahe stehenden Substanzen, die sog. Albuminoide: Leim, Glutin und Chondrin, (Elastin und Keratin).

Glutin, Knochenleim, der ebenso wie Eiweiß C, H, O, N, S enthält, aber stickstoffreicher (18 pCt. N) und schwefelärmer (0,6 pCt. S) ist, bildet sich beim Kochen der organischen Grundlage der Knochen und des Bindegewebes mit Wasser; Chondrin, der Knorpelleim, beim Kochen der embryonalen und permanenten Knorpel. Die in heißem Wasser klaren Lösungen beider erstarren beim Erkalten zu einer Gallerte, verhalten sich also gerade umgekehrt wie natives Eiweiß; aus den Lösungen wird Glutin durch Gerbsäure, Chondrin durch neutrales Bleiacetat (Bleizucker) ausgefällt. Nach Mörner und Schmiedeberg ist Chondrin nur eine lockere Verbindung von Glutin mit chondroitschwefelsauren Alkalien.

Die N-freien organischen Nährstoffe zerfallen in Fette und Kohlehydrate. Die Fette sind Triglyceride, d. h. zusammengesetzte Aether (Ester) des Glyzerins mit den Fettsäuren.

Für die tierischen Fette kommen hauptsächlich drei Fettsäuren in Betracht: Stearin-, Palmitin-, Oelsäure. In einigen Tierfetten, besonders im Milchfett, kommen aber auch die flüchtigen Fettsäuren vor, wie Buttersäure, Kapron, Kapryl, Kaprinsäure. Der Hauptmasse nach bilden daher das tierische Fett: Palmitin (Schmelzpunkt 71°), Stearin (Schmelzpunkt 62°), Oleïn (Schmelzpunkt 0°). Die Mischung dieser drei bildet das Fett im gewöhnlichen Sinne. Aus dem Glyzerin $C_3H_8O_3$, dem dreiatomigen Alkohol $CH_2(OH) . CH(OH) . CH_2(OH)$, lassen sie sich durch Substitution des H vom Hydroxyl durch das Fettsäureradikal ableiten, z. B. Palmitin $C_3H_5(C_{16}H_{31}O . O)_3$. Die Palmitinsäure $C_{16}H_{32}O_2$, die Stearinsäure $C_{18}H_{36}O_2$ und die Oelsäure $C_{18}H_{34}O_2$ verhalten sich physikalisch wie ihre Glyzeride. Fette und Fettsäuren geben auf Papier durchscheinende Fettflecken. Fette sind in Wasser, Alkohol, Säuren unlöslich, leicht löslich in Aether, Benzol und Chloroform. Beim Kochen mit Aetzalkalien werden die Fette verseift, d. h. in Glyzerin und Fettsäuren gespalten, welch letztere sich mit den Alkalien zu in Wasser löslichen fettsauren Alkalien, Seifen (Natronseife oder feste Seife, Kaliseife oder Schmier-

seife) verbinden. Die gleiche Spaltung erleiden die Fette bei längerem Stehen an der Luft, vorwiegend unter der spaltenden Einwirkung des Sonnenlichtes: man nennt dann die Fette „ranzig".

Die tierischen Fette enthalten wechselnde Mengen von Oleïn, Palmitin und Stearin und zeigen dementsprechend eine verschiedene Konsistenz und einen variierenden Schmelzpunkt. Flüssig ist nur das Fett des Eigelbs, das Eieröl, und die Leberfette mancher Gadusarten, der Lebertran. Weich, bei Zimmertemperatur von salbenartiger Konsistenz ist das Pferdefett und die Milchfette (Butter); ihr Schmelzpunkt liegt zwischen 23° und 33° C., nur wenig höher der des ausgelassenen Hundefettes. Etwas konsistenter schon ist das Schweinefett, dessen Schmelzpunkt etwa bei 37° liegt; solche Fette von butterartiger Konsistenz bezeichnet man als Schmalz (Schweineschmalz, Gänseschmalz). Zu den festen Fetten oder Talgarten zählt das Rinderfett, das zwischen 41° und 48°, und das Hammelfett, das zwischen 42° und 50° schmilzt. Die pflanzlichen Fette stellen ebenfalls ein Gemenge von Oleïn, Palmitin und Stearin dar, indes findet sich letzteres nur in den mehr festen Fetten. Die flüssigen Fette, die Oele, enthalten zumeist Oleïn und Palmitin; doch kommen bisweilen auch reichlich Triglyzeride von anderen Fettsäuren (Laurin-, Myristin-, Leinöl-, Eurukasäure) vor. Im Durchschnitt enthalten alle Fette $^3/_4$ ihres Gewichtes an Kohlenstoff.

Als Kohlehydrate bezeichnet man eine Gruppe organischer Stoffe, welche C, H, O enthalten und zwar H und O meistens in dem Verhältnis, in welchem sie mit einander Wasser bilden (ausgenommen Rhamnose $C_6H_{12}O_5$). Sie sind nach E. Fischer als aldehyd- oder ketonartige Derivate mehratomiger Alkohole aufzufassen, z. B. Aldehydzucker (Aldose) $CH_2OH \cdot (CHOH)_4 \cdot COH$, Ketonzucker (Ketose) $CH_2OH \cdot (CHOH)_3 \cdot CO \cdot CH_2OH$. Man teilt sie ein in drei grosse Gruppen: Monosaccharide, Disaccharide, Polysaccharide.

Die Monosaccharide unterscheidet man je nach der Zahl der im Molekül vorkommenden Kohlenstoff-, bezw. Sauerstoffatome als Triosen, Tetrosen, Pentosen, Hexosen, Heptosen, Oktosen, Nonosen. Sie sind farb- und geruchlos, im Wasser leicht löslich, süß schmeckend, optisch aktiv. Sie wirken stärker reduzierend und geben mit essigsaurem Phenylhydrazin Osazone.

Uns interessieren hier besonders die Hexosen $C_6H_{12}O_6$. Sie sind teils Aldehyde, teils Ketone 6-wertiger Alkohole und werden daher als Aldosen (Mannose, Glukose, Galaktose) und Ketosen (Fruktose) unterschieden. Traubenzucker, Glukose, kommt in süßen Früchten und Honig vor, ferner in geringer Menge im Blut und Lymphe, pathologisch bei der Zuckerkrankheit im Harn. Dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach rechts, daher auch Dextrose genannt. Fruchtzucker, Fruktose, kommt ebenfalls in Früchten und Honig vor; dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach links, daher auch Lävulose genannt. Galaktose, Bestandteil des glykosidartigen Cerebrins in der Gehirnsubstanz, daher früher Gehirnzucker genannt. Die Zucker sind leicht oxydierbar und reduzieren daher stark. Darauf beruhen folgende Reaktionen auf Traubenzucker: 1) Man versetzt die zuckerhaltige Flüssigkeit mit überschüssiger Kali-(Natron-)lauge, fügt dann solange eine Lösung von Kupfervitriol hinzu, als der zunächst entstehende Niederschlag von Kupferoxydhydrat sich mit schön

azurblauer Farbe auflöst; erhitzt man die Mischung auf 70° bis 80°, so fällt das durch den Zucker reduzierte rote Kupferoxydul oder gelbe Kupferoxydulhydrat aus (Trommer'sche Probe). 2) Weißes basisches Wismutnitrat wird nach Zusatz von Aetzkali durch die Zuckerlösung zu schwarzem metallischen Wismut reduziert (Böttger'sche Probe). 3) Beim Erhitzen mit Kali- oder Natronlauge werden die Zucker reduziert und färben sich gelbbräunlich; gleichzeitig tritt schwacher Geruch nach Karamel auf, der durch Ansäuern deutlicher wird. 4) Indigolösung wird nach Zusatz von Natronkarbonat durch Zuckerlösung beim Erwärmen entfärbt. 5) Ferner läßt sich der Traubenzucker durch die Gärungsprobe nachweisen. Traubenzuckerlösung, mit Bierhefe versetzt, geht in Alkoholgärung über; es entsteht Alkohol und Kohlensäure. Schließlich unterliegt der Traubenzucker unter Einwirkung des Bakterium lactis der Milchsäuregärung, und unter Einwirkung des Bacillus butyricus der Buttersäuregärung.

Die Disaccharide, $C_{12}H_{22}O_{11}$ (Saccharosen) sind anhydritische Verbindungen zweier Monosaccharide; sie werden daher auch Bi-osen genannt. Die wichtigsten sind Rohrzucker (Saccharose) aus Traubenzucker + Fruchtzucker, Milchzucker (Laktose) aus Traubenzucker + Galaktose, Malzzucker (Maltose) aus Traubenzucker + Traubenzucker. Beim Kochen mit Mineralsäuren zerfallen sie unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten, sie werden „invertiert", dasselbe geschieht durch Einwirkung gewisser Enzyme. Sie sind optisch rechtsdrehend; mit Ausnahme des Rohrzuckers reduzieren sie Metalloxyde und bilden Osazone. Der Milchzucker ist ein spezifisches Produkt des Tierkörpers.

Polysaccharide $(C_6H_{10}O_5)n$, Amylosen, sind anhydridische Verbindungen viel-(n-)facher Moleküle der Monosaccharide. Sie kristallisieren nicht, schmecken nicht süß, reduzieren nicht (mit Ausnahme einiger Dextrine), geben keine Hefegärung, bilden nicht Osazone. Sie werden fast alle durch Mineralsäuren und gewisse Enzyme in Monosaccharosen, besonders Traubenzucker gespalten. Es gehören hierzu:

Die Cellulose oder Pflanzenfaser bildet einen Hauptbestandteil der Pflanzen, deren feste Zellwände daraus bestehen. Baumwolle, Flachs, Hanf, Papier stellen ziemlich reine Cellulose vor. Sie ist weder in Wasser, noch in verdünnten Säuren, noch in Alkalien löslich, nur löslich in basisch schwefelsaurem Kupferoxydammoniak und färbt sich mit Jod und Schwefelsäure (Schweitzer's Reagens) blau. Durch konz. Schwefelsäure wird sie zunächst in Stärkegummi (Dextrin) und dann in Traubenzucker umgewandelt. Mit zunehmendem Alter der Pflanzen verholzt die Cellulose, es entstehen daraus die sog. Ligninsubstanzen.

Das Amylum oder Stärkemehl ist in sehr vielen Pflanzenteilen (Samen der Getreidearten, Hülsenfrüchte, zahlreiche Wurzelknollen) enthalten. Eine der Hauptquellen ist das Amylum der Kartoffeln, das in Kügelchenform frei innerhalb der Zellen liegt; die Kügelchen sind durchsichtig, von eiförmiger Gestalt und von konzentrischem Bau. Man unterscheidet je nach ihrer Herkunft: Kartoffel-, Reis-, Weizenstärke, ferner die Stärke aus dem Mark der Palmen als Sago, die aus der Pfeilwurzel als Arrow-root. Die Stärke ist unlöslich in kaltem Wasser; mit siedendem Wasser quillt sie zu einer Gallerte, dem Stärkekleister auf. Die kleinsten Spuren von Stärke färben sich mit Jod

tiefblau (Bildung von Jodstärkeblau); beim Erhitzen verschwindet die Färbung, um beim Erkalten zurückzukehren. Bei starkem Erhitzen trockener Stärke verwandelt sie sich in Stärkegummi: Dextrin, in Wasser löslich und sich mit Jod burgunderrot färbend. Wird Stärke mit verdünnter Schwefelsäure gekocht, so entsteht zunächst Dextrin und dann Traubenzucker.

Isomer mit Amylum ist das in Wasser lösliche arabische Gummi, ferner der Pflanzenschleim (Salepwurzel, Traganthgummi u. a.), der mit Wasser nur zu einer zähen schleimigen Masse aufquillt, und die Pflanzengallerte, das Pectin, das im Safte der meisten Obstfrüchte enthalten ist; mit Wasser und Zucker gekocht liefert es eine Gallerte, sog. Gelée.

Glykogen, tierische Stärke, kommt hauptsächlich in der Leber vor (s. dort).

Einseitige Ernährung. Müssen Vertreter aller fünf Nährstoffgruppen: Wasser, Salze, Eiweiß, Fette und Kohlehydrate dem Körper zugeführt werden, kann nicht der eine oder der andere oder gar mehrere fortbleiben, wenn nur dafür die anderen Nährstoffe in reichlicher Menge gegeben werden? Die in Bezug hierauf angestellten älteren Versuche von Tiedemann und Gmelin u. a. können als beweisend nicht erachtet werden, weil die Versuchstiere von dem einseitig zusammengesetzten Futter von Tag zu Tag weniger fraßen, daher sie einer langsamen Inanition erlagen und „nicht viel länger lebten, als wenn sie nur Wasser bekommen hätten“. Sieht man zunächst vom Wasser und den Salzen ab, so ist es sicher erwiesen, daß ein Fleischfresser bei ausschließlicher Fütterung mit magerem Fleisch, das neben viel Eiweiß noch etwas Fett und Kohlehydrat enthält, nicht nur bestehen, sondern noch Körpersubstanz ansetzen kann. Dagegen scheinen weder der Mensch, noch die Herbivoren für die Dauer von solcher fast ausschließlichen Eiweißnahrung leben zu können, einmal weil sie die erforderlichen großen Fleischmassen nicht verdauen können, sodann weil sich sehr bald Widerwillen gegen solche Nahrung einstellt. Bei eiweißfreier, fett- und kohlehydratreicher Nahrung können Tiere länger als bei vollständigem Hunger am Leben bleiben.

Auch die Zufuhr von Mineralsalzen ist ein notwendiges Erfordernis für die Erhaltung der Tiere. Von diesen büßen die Tiere durch den Harn und zum Teil durch den Kot eine ziemliche Menge ihres Gesamtgehaltes an Salzen ein. Nun sind aber zum Aufbau und zur Regeneration der Gewebe neben Wasser, Eiweiß und Fett gewisse „Nährsalze“, insbesondere Natron-, Kali- und Kalksalze in Verbindung mit Chlor- und Phosphorsäure, sowie Magnesia und etwas Eisen unumgänglich notwendig. Fütterte Forster einen Hund mit reichlichen Mengen ausgelaugter Fleischrückstände, einer Nahrung, der nur die Aschebestandteile des Fleisches fehlen, so ging der Hund ungeachtet genügender Zufuhr der übrigen Nährstoffe zugrunde. Durch die Ausscheidungen von Harn und Kot laugt das Tier sich die Mineralstoffe seines Körpers aus, und ist dann der Gehalt an Körpersalzen unter eine gewisse Grenze gesunken, so erliegt das Tier. Bei Aschehunger büßt in erster Linie das Blut von seinen Aschebestandteilen ein, nämlich fast ein Fünftel.

Aus alledem geht hervor, daß zur Erhaltung des Körper-

bestandes die Einführung aller Nährstoffe und zwar in einer gewissen Mischung notwendig ist. Und auf die hier erforderliche Mischung weist uns die Natur selbst hin in dem Prototyp aller Nahrungsmittel oder besser der Nahrung, in der Milch. Die Milch ist ein Nährstoffgemisch, das dem Säugling von der Natur bereitet wird. Alle Säugetiere nehmen in der ersten Zeit ihres extrauterinen Lebens nur Milch zu sich und erhalten sich damit nicht nur auf ihrem Bestande, sondern nehmen dabei schneller zu, als je in späteren Zeiten. In der Tat enthält die Milch: Wasser, Eiweißstoffe, Fett (Butter), Kohlehydrate (Milchzucker) und Salze. Ein gutes Nahrungsmittel geben auch Fleisch und Eier ab. Wir werden uns mit den Nahrungsmitteln später (vergl. Kapitel 9) noch ausführlicher zu beschäftigen haben. In folgender Tabelle sei die Zusammensetzung der genannten und der pflanzlichen Nahrungsmittel, die für unsere Zwecke zunächst von Interesse sind, gegeben.

In 100 Teilen:	Wasser	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Cellulose	Asche
Kuhmilch . . .	87·9	3·4	3·2	4·8	—	0·7
Fleisch . . .	76·7	20·0	1·5	0·6	—	1·2
Ei (ohne Schale)	73·9	12·9	11·8	0·3	—	1·1
Hafer	12·4	10·4	5·2	57·8	11·2	3·0
Wiesenheu . .	13·0	9·5	3·1	40·9	26·7	6·8
Roggenstroh . .	13·8	3·8	1·0	24·7	40·1	6·5
Kartoffeln. . .	76·0	1·5	0·2	20·6	0·7	1·0
Roter Klee . .	78·0	3·5	0·8	8·0	8·0	1·7

Bedingungen für den Uebertritt der Nährstoffe und Nahrungsmittel in das Blut. Sollen die eingeführten Nährstoffe zum Ersatz der bei den Stoffwechselvorgängen verbrauchten Bestandteile des Körpers dienen, „assimiliert" werden, so müssen sie zunächst Bestandteile des Blutes werden. Fast alle Tiere besitzen eine innere Höhle zur Aufnahme und Verarbeitung der Nährstoffe: diese Höhle, der Darm, ist meist schlauchförmig und hat an ihrem oberen Ende die Mundöffnung und an ihrem unteren Ende die Afteröffnung. In dieser Höhle liegen die eingeführten Stoffe gewissermaßen als in einem vom eigentlichen Körper abgegrenzten Hohlraum, und nur was von den Nährstoffen die Wandungen des Darmschlauches zu durchsetzen fähig ist, das kann in den eigentlichen Körper übertreten und zum Blutbestandteil werden. Betrachten wir aber selbst so vorzügliche Nahrungsmittel wie Fleisch und Eier, so ist es schon von vornherein klar, daß sie als solche ins Blut nicht übertreten können. Hierzu müssen im wesentlichen drei Bedingungen erfüllt sein, einmal müssen die Nährstoffe flüssig, ferner in Wasser resp. so schwach alkalischen bezw. neutralen Flüssigkeiten wie das Blut löslich sein, oder endlich sie müssen,

wie das Fett, in feinste Tröpfchenform verteilt sein, um wie eine Milch sich mit der Lymphe (und dem Blut) mischen zu können. Nur wenige Nährstoffe nehmen wir in einer Form auf, die diesen Anforderungen genügt, so Wasser, Salze, Zucker. Entsprechen schon diesem Postulate nicht die besten tierischen Nahrungsmittel, wie Fleisch und Eier, so ist es vollends für die pflanzlichen Nahrungsmittel unmöglich, als solche ins Blut überzutreten. Sind doch hier die Nährstoffe von den in Wasser ganz unlöslichen, gegen chemische Einwirkungen ausserordentlich resistenten Cellulosehüllen (S. 125) umschlossen, die den darin enthaltenen Nährstoffen den Austritt verwehren.

Begriff der Verdauung. Die Gesamtheit derjenigen Vorgänge, durch welche das Rohmaterial der Nahrung, soweit dies überhaupt möglich, in eine für den Tierkörper brauchbare Form übergeführt wird, bezeichnet man als „Verdauung". Schon aus dem Angeführten geht hervor, daß Vorrichtungen vorhanden sein müssen, durch welche die in den eingeführten Nahrungsmitteln enthaltenen Stoffe aus den sie einschließenden Hüllen extrahiert und in eine flüssige, in Wasser lösliche Form oder in feinste Tröpfchenform übergeführt werden. Zu diesem Zweck sind in und an dem Verdauungschlauch der Tiere besondere Vorrichtungen angebracht, einmal mechanische, um das eingeführte Material zu zerreißen, zerbeißen, zerstückeln, zerreiben, bei den pflanzlichen Stoffen die die Nährstoffe einschließenden festen Cellulosehüllen zu sprengen, sowie um die Fortbewegung der in den Verdauungschlauch eingeführten Substanzen in der Richtung vom Mund- zum Afterende zu bewirken. Ferner verfügt der Tierkörper auch über Hilfsmittel, um ungelöste Nährstoffe in Lösung oder in feinste Tropfenform überzuführen, sodaß sie geeignet sind, Blutbestandteile zu werden. Diese chemischen Lösungsmittel sind gegeben durch spezifische Flüssigkeiten, die vom Tierkörper selbst geliefert und an verschiedenen Stellen im Verlaufe des Verdauungschlauches und in diesen hinein ergossen werden, „Verdauungsäfte". Man kann demnach die Lehre von der Verdauung in die Mechanik und in die Chemie der Verdauung einteilen.

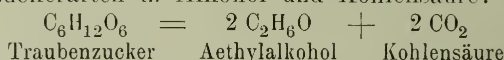
Drüsensekretion. Die Verdauungsäfte werden von Drüsen gebildet, die am Verdauungschlauch sowie in dessen Umgebung angebracht sind, sie sind Drüsensekrete. Im Gegensatz zu den verworrenen Anschauungen über die Sekretion, die noch im ersten Viertel des 19. Jahrhunderts herrschten, hat zuerst Johannes Müller (1830) auf Grund vergleichend-anatomischer und embryologischer Beobachtungen gelehrt, daß die die Drüsenwandungen (Membrana propria) innen bekleidende „lebende Substanz" die Sekretion unterhält, und daß die Verschiedenheit der Absonderung in den verschiedenen Drüsen nur von der Verschiedenheit der die Drüsenräume auskleidenden belebten Substanz abhängt, nicht aber von den mechanischen Ursachen des die Drüsen umspülenden Blutstromes. Setzt man an Stelle der „belebten Substanz" die erst

8 Jahre später aufgefundenen Zellen, so ist der Kern von Müller's Theorie noch heute zutreffend. Man definiert nach Hoppe-Seyler's Vorgang wohl am besten die Sekrete als Drüsenflüssigkeiten, die neben reichlichem Wasser Stoffe enthalten, die im Blute teils garnicht (Fermente der Verdauungsäfte, Salzsäure des Magensaftes, Farbstoffe und Säuren der Galle, Kasein und Milchzucker in der Milch), teils quantitativ viel spärlicher (Harnstoff und Chlornatrium im Harn; Natriumkarbonat im Pankreas-, Darmsaft u. a.) anzutreffen sind. Man muß sich demnach vorstellen, daß jene Stoffe von den Drüsen selbst teils neugebildet, teils aus Blutbestandteilen gewissermaßen in konzentriertere Form gebracht werden. Diese Tätigkeit bezeichnet man als Sekretion der Drüse. Jede der Membrana propria der Drüse aufsitzende Epithelzelle ist eine Sekretionszelle, vergleichbar einem kleinen chemischen Laboratorium, in dem das der Drüsenzelle durch das Blut zugeleitete Rohmaterial in einer für jede Drüse spezifischen Weise verarbeitet und nach dem Ausführungsgang hin abgegeben wird. So sezernieren die Speicheldrüsen Speichel, die Leber Galle, die Nieren Harn. In vielen Drüsen hat man neuerdings außer dem Drüsenlumen noch feine, von diesen abgehende Kanälchen, „Sekretkapillaren", gefunden, die teils zwischen den Zellen gegen die Membrana propria ziehen, ohne sie zu erreichen, „zwischenzellige", teils in die Zellen hineinführen, „binnenzellige". Daß beim Sekretionsvorgange die Tätigkeit der Drüsenzellen das Wesentliche ist, und nicht etwa nur die Sekrete einfache, durch den Blutdruck vermittelte Filtrate des Blutes in die Drüsen sind, geht einmal aus ihrer schon erwähnten eigentümlichen chemischen Zusammensetzung hervor, sowie aus der Tatsache, daß manche Drüsen nicht stetig, sondern nur periodisch sezernieren, ungeachtet des beständig vorhandenen Blutdruckes, der ohne Unterlaß Filtration bewirken müßte, ferner daraus, daß nach C. Ludwigs Entdeckung (1851) unter später näher zu erörternden Bedingungen bei energischer Drüsentätigkeit der Druck, unter dem das Sekret abgeschieden wird, größer werden kann, als der zeitige Druck in den Blutgefäßen der Drüse, sowie daraus, daß die Eigenwärme des Sekretes die in den zuführenden Blutgefäßen herrschende um 1° C. und darüber übersteigen kann. Endlich gehen nach Heidenhain's Fund (1868) mit der Drüsentätigkeit auch morphologische Veränderungen der Drüsenzellen selbst einher, wie wir solche des Genaueren bei den Zellen der Speichel-, Magen- und Pankreasdrüsen u. a. kennen lernen werden. Es ist damit wohl der schärfste Beweis geliefert für die bei der Sekretion stattfindenden Umsetzungen in den Drüsenzellen selbst, deren Produkt eben das Sekret vorstellt.

Die Verdauungsäfte wirken teils durch ihren Wasserreichtum, teils durch ihren Gehalt an Alkalien oder Säuren auf die einzelnen Nährstoffe lösend. Diese Wirkung würde aber allein nicht aus-

reichen, wenn nicht die Verdauungsekrete noch spezifische Bestandteile, sog. Fermente und Enzyme, besäßen.

Fermente und Enzyme. Alle organischen Substanzen sind hochzusammengesetzte und niedrig oxydierte Verbindungen, d. h. sie enthalten im Molekül weniger Sauerstoff als zur Sättigung des in ihnen sich findenden C, H event. N, S und P notwendig ist. Wie alle ungesättigten Verbindungen zeigen sie daher geringe Stabilität, dafür aber desto größere Neigung, sich teils durch Aufnahme von Sauerstoff (Oxydation oder Verbrennung), teils durch Wasseraufnahme (Hydrolyse) in zwei oder mehrere einfacher zusammengesetzte und daher festere Verbindungen zu spalten. Eine dieser zahlreichen Spaltungen hat man schon früh bei der sog. weinigen Gärung kennen gelernt und danach die Ursache solcher Spaltungsvorgänge als Fermente bezeichnet. Die Umsetzung verschiedener Zuckerarten in Alkohol und Kohlensäure:



$$\underset{\text{Traubenzucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Aethylalkohol}}{2\,C_2H_6O} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2\,CO_2}$$

wird durch die Hefe bewirkt, die aus Hefepilzen zusammengesetzt ist, kleinen zelligen Organismen (Saccharomyces). Solche durch zellige Elemente hervorgebrachten Veränderungen nennt man Gärungen, und die Fermente daher auch Gärungserreger. Außer der eben genannten alkoholischen Gärung ist hier auch die in ihrem molekularen Zustandekommen nicht ganz so klare Milchsäuregärung zu nennen, wobei der Zucker geradeauf in 2 Mol. Milchsäure $C_3H_6O_3$ zerfällt (Sauerwerden der Milch); ferner die Buttersäuregärung, die sich in faulenden Gemischen an die Milchsäuregärung anschließt und die gebildete Milchsäure in Buttersäure $C_4H_8O_2$, Kohlensäure und Wasserstoff spaltet, endlich die Essiggärung alkoholischer Flüssigkeiten (Sauerwerden des Weines und Bieres), bei der unter Aufnahme des Sauerstoffs der Luft der Aethylalkohol C_2H_6O in Essigsäure $C_2H_4O_2$ und Wasser zerfällt. Für diese hat Pasteur als Ursache die Gegenwart resp. Entwickelung von einander verschiedener, kleinster zelliger Organismen dargetan (Bacillus butyricus; Mycoderma aceti; Bacillus acidi lactici).

Auch die ammoniakalische Harngärung hat sich als durch Mikroorganismen bewirkt (s. Harn) nachweisen lassen. Hierher gehören schließlich auch alle durch Mikroorganismen hervorgerufenen Zersetzungen, welche man als Fäulnisprozesse zusammenzufassen pflegt.

Läßt man demgegenüber Gerstenmehl mit Wasser befeuchtet stehen, so beginnt es nach einigen Tagen zu keimen; die gekeimte Gerste, das „Malz“, zeigt die Eigenschaft Stärkemehl in Dextrin und weiterhin in Zucker überzuführen. Im vorstehenden haben wir zugleich die beiden Typen der Fermente: bei der Alkoholgärung fungieren die kleinen Organismen des Hefepilzes als Fermente[1],

1) Nach neueren Untersuchungen von E. Büchner kann die Alkoholgärung auch durch ein aus den lebenden Hefezellen durch Auspressen gewinn-

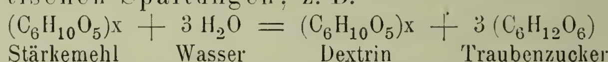
im Malz ein unorganisierter, im Wasser löslicher, auch von der Zelle getrennt noch in charakteristischer Weise wirksamer Stoff; jene bezeichnet man daher als organisierte Fermente oder Fermente im engern Sinn, diese als lösliche oder chemische Fermente oder „Enzyme“; auch sie sind von lebenden Zellen gebildete oder abstammende Stoffe. Mehrere, besonders die Verdauungsenzyme, werden von den (Drüsen-) Zellen nach aussen abgesondert, Sekretenzyme, aber nicht schon als solche; sie finden sich vielmehr in den Zellen in einer Vorstufe, Zymogen, aus der sie durch besondere Einwirkung frei gemacht werden. Die Enzyme, bisher nicht genügend isoliert, scheinen eiweißähnlicher Natur zu sein; sie sind fast indiffusibel und stellen nach Bredig nicht echte, sondern kolloidale Lösungen vor. Aus ihren Lösungen werden sie von feinen Niederschlägen mit niedergerissen, was man zu ihrer Reindarstellung vielfach benutzt hat. Aus den (Drüsen-) Zellen lassen sie sich durch Wasser und Glyzerin ausziehen, und besonders letzteres liefert sehr haltbare Lösungen. Sie entfalten außerordentlich kräftige Wirksamkeit, sodaß kleine Mengen von Enzym große Mengen von Substanz zu spalten vermögen, und werden endlich selbst nur wenig bei oder durch den Spaltungsvorgang verbraucht. Wohl aber können die Spaltungsprodukte hemmend auf sie wirken: dann bringen Zusatz von Wasser oder mehr Substanz oder mehr Enzym, Erhöhung der Temperatur u. a. die Zersetzung wieder in Gang. Die organisierten Fermente vermehren sich mit und durch den Gärungsvorgang teils durch Knospen-, teils durch Sporenbildung. Die Spaltungen kommen zustande durch Kontakt des Fermentes mit den organischen Stoffen bei Gegenwart von Wasser; bringt man die Fermente, wie die Enzyme mit dem zu spaltenden organischen Stoff im trockenen Zustand zusammen, so erfolgt keine Zersetzung. Durch Austrocknen gehen die Gärungspilze zugrunde, nicht aber werden die Enzyme dadurch dauernd vernichtet. Im allgemeinen bringen alle Momente, die den Gärungspilz zerstören oder seine Existenz und Enwicklung gefährden, die Gärung zum Stillstand. Ebenso wenig erfolgt die Gärung und überhaupt die Spaltung, wenn die organisierten oder chemischen Fermente auf die Koagulationstemperatur des Eiweiß (60—75 °) erhitzt oder durch Zusatz von Alkohol, Sublimat u. a. koaguliert werden. Doch gibt es eine Reihe von Reagentien, wie Phenol, Toluol, Borsäure, Salicylsäure, welche die Fermente töten, ohne die Enzyme wesentlich anzugreifen. Ferner ist bemerkenswert, daß die Enzyme, insbesondere die tierischen, in ihrer Wirksamkeit von bestimmten Einflüssen abhängen. So wirken die im Körper gebildeten am kräftigsten bei Körpertemperatur; mit Abnahme der Temperatur schwächt sich die Wirksamkeit und schon

bares chemisches Ferment (Enzym), Zymase, zu stande kommen. Auch noch aus andern zelligen Fermenten ist es gelungen Zymasen zu gewinnen, sodaß danach die obige Trennung in Fermente und Enzyme nicht mehr aufrecht erhalten werden kann.

bei 4 ° C. in der Regel erlischt sie. Auch die Reaktion der Flüssigkeit ist von Einfluß, wie wir bei den Verdauungsenzymen im einzelnen sehen werden. Endlich muß hervorgehoben werden, daß die Wirksamkeit der Enzyme eine spezifische ist insofern, als ein jedes nur auf einen bestimmten Stoff oder eine bestimmte Stoffgruppe wirkt; wie E. Fischer an den Glykosiden gezeigt hat, paßt ein bestimmtes Enzym auch nur zu einer stereometrisch bestimmt angeordneten Atomgruppe, „gleichsam wie der Schlüssel zum Schloß.“

Als allgemein durchgreifendes Gesetz für die Spaltungsprozesse gilt, daß die entstandenen Spaltungsprodukte in Summa eine geringere Verbrennungswärme haben als die Muttersubstanz, aus der sie entstehen; die Fermentwirkung geht also mit Verlust chemischer Energie aber dafür entsprechender Wärmeentwicklung (positive Wärmetönung) vor sich. Eine Analogie der Fermentwirkungen bietet die als „Kontakt- oder katalytische Wirkung“ bezeichnete Eigenschaft gewisser edler Metalle sich mit Sauerstoff wie das Platin oder mit Wasserstoff wie das Palladium zu laden und nunmehr kräftige Umsetzungen anzuregen, Wasserstoffsuperoxyd H_2O_2 in Wasser und Sauerstoff zu spalten oder lebhafte Oxydationen einzuleiten, ohne daß sich das katalysirende Metall dabei verändert. Auch die Fermente und Enzyme zerlegen sämtlich Wasserstoffsuperoxyd; doch soll das von einer Beimischung eines anderen Enzyms, der Katalase, herrühren.

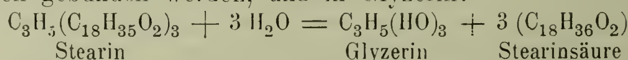
Von den enzymatischen Prozessen sind für den Tierkörper diejenigen die wichtigsten, welche mit einer Zerlegung des Wassers und mit Aufnahme seiner Bestandteile einhergehen, die sogenannten hydrolytischen Spaltungen, z. B.



$$(C_6H_{10}O_5)x + 3\,H_2O = (C_6H_{10}O_5)x + 3\,(C_6H_{12}O_6)$$

Stärkemehl Wasser Dextrin Traubenzucker

Enzyme dieser Art bezeichnet man als amylolytische oder diastatische und nennt daher das Ferment der keimenden Gerste: Malzdiastase. Im Tierkörper finden sich solche Diastasen hauptsächlich im Mund- und Bauchspeichel. In diese Reihe gehören auch die invertierenden, d. h. Disaccharide (S. 125) in 2 Mol. Monosaccharide spaltenden Enzyme oder Invertasen, die z. B. Rohrzucker unter H_2O-Aufnahme in je 1 Mol. Dextrose (Traubenzucker) und Lävulose (Fruchtzucker) spalten (S. 125). Außer den amylolytischen Enzymen gehören zu den hydrolytischen ferner die proteolytischen oder eiweißlösenden und die lipolytischen oder fettspaltenden. Letztere (im Bauchspeichel, auch in manchen Pflanzensamen) spalten das Fett in Fettsäuren, die an das Alkali zu Seifen gebunden werden, und in Glyzerin:



$$C_3H_5(C_{18}H_{35}O_2)_3 + 3\,H_2O = C_3H_5(HO)_3 + 3\,(C_{18}H_{36}O_2)$$

Stearin Glyzerin Stearinsäure

Ferner gehören hierher die ureolytischen, harnstoffspaltenden, und die in höheren Pflanzen vorkommenden glukosidspaltenden Enzyme. Schließlich sind noch zu erwähnen als eine besondere Gruppe die Eiweißgerinnungs-Enzyme: das Fibrinferment (S. 27), das Labenzym des Magensaftes, das gelöstes Milchkasein zum Gerinnen bringt, und das Muskelgerinnungsenzym.

Den hydrolytisch wirkenden Enzymen hat man oxydierend wirkende

gegenüber gestellt, indem man angenommen hat, daß die Oxydationen im Tierkörper, deren Zustandekommen bei der schwer oxydablen Natur der Nährstoffe der Erklärung große Schwierigkeit bietet, zum Teil vermittelst dieser Oxydasen erzeugt werden.

Den Fermenten und besonders den Enzymen begegnen wir in den im Verlauf des Verdauungsschlauches ergossenen Verdauungsäften verschiedentlich. Vor der Hand genüge es, als allgemein giltig festzuhalten, daß unter der Einwirkung des Wassers im Verein mit derjenigen der in den Säften enthaltenen schwach sauren oder alkalischen Substanzen und vornehmlich der Enzyme die Nährstoffe aus den eingeführten Nahrungs- und Futtermitteln extrahiert, verflüssigt und befähigt werden, in die Körpersäfte überzutreten. Die Rückstände der Nahrung, die noch im Mastdarm angetroffen werden, die also nicht verdaut oder unverdaulich sind, bilden eine für den Körper wertlose Schlacke; die als „Kot" ausgestossen wird.

Am Verdauungschlauch der Säugetiere wird der Unterschied zwischen Pflanzen- und Fleischfresser von besonderer Bedeutung. Da, wie noch des Genaueren zu erörtern sein wird, die Verdauung der pflanzlichen Nahrung einen ungleich größeren Aufwand mechanischer und chemischer Hilfsmittel erfordert als die Verdauung der animalischen Nahrung, so finden sich auch zwischen Carni-, Omni- und Herbivoren in Bezug auf die Länge und Geräumigkeit des Darmkanals sowie die Entwicklung und Ausbildung der einzelnen Abschnitte desselben die grössten Unterschiede. Bei reinen Fleischfressern (Hund, Katze. Löwe, Tiger) ist der Verdauungschlauch am kürzesten, länger bei den Omnivoren (Mensch, Affe), endlich bei den reinen Herbivoren findet sich ein außerordentlich langer Verdauungschlauch, und in diesem noch einzelne Abschnitte zu ganz enormen Erweiterungen ausgebildet. So beträgt beim Tiger und Löwen die Länge des ganzen Darmtraktes nur das 3 fache, beim Hund das 5 fache, beim Schimpansen das 6 fache und beim Menschen das 7 fache der Körperlänge, gemessen von der Nase resp. vom Scheitel bis zum After. Bei den Grasfressern ist der Darm zwischen 11 und 26 mal so lang, als ihre Körperlänge beträgt (s. S. 180).

Mundverdauung.

Die Mundhöhle des Menschen wie die Maulhöhle der Tiere dient zur Aufnahme der festen und flüssigen Nahrung und zur mechanischen Zerkleinerung der in größeren Stücken eingeführten festen Nahrungsmittel durch die Zähne. Für gewöhnlich ist die Mundhöhle luftdicht geschlossen, sodaß nach Donders darin ein negativer Druck von 2 bis 4 mm Hg herrscht, und daher der Unterkiefer bei geschlossenem Munde vom äusseren Luftdruck, ohne jede Muskelwirkung getragen wird. Das Trinken resp. Saufen der Tiere erfolgt in verschiedener Weise. Bei den Omnivoren und Herbivoren geschieht die Aufnahme von Getränk in die

Mund- oder Maulhöhle durch Ansaugen. Indem die Lippen sich um das die Flüssigkeit enthaltende Gefäß luftdicht herumlegen, wird durch Herabziehen des Unterkiefers bezw. Herabziehen und Abplatten der Zunge ein noch stärker luftverdünnter Raum in der Mundhöhle erzeugt, der durch die einströmende Flüssigkeit ausgefüllt wird. Der so beim Menschen hergestellte Saugraum kann 80 ccm, der negative Druck im Saugraum 115 mm Hg und mehr betragen. Beim Schlürfen wird die Flüssigkeit zugleich mit Luft unter Zuhilfenahme der Inspirationsmuskeln aspiriert.

Der M. genioglossus streckt die Zunge vor, die Mm. hyo- und styloglossus ziehen sie in die Mundhöhle zurück; sie werden vom N. hypoglossus versorgt.

Während Säuglinge die Saugbewegungen durch Herabziehen des Unterkiefers samt der Zunge bewirken, saugt der erwachsene Mensch nach L. Auerbach in den luftverdünnten Raum an, der durch Vorwärtsziehen der Zungenwurzel (mittelst der Mm. sternothyreoidei, sterno-, omo- und thyreohyoidei) und durch das Herabziehen und die Abplattung der ganzen Zunge (mittelst der Mm. geniohyoidei und hyoglossi) zu stande kommt.

In ähnlicher Weise wie der Mensch saugen die Wiederkäuer und Einhufer (Pferd, Esel) mittelst verengter Maulspalte die Flüssigkeit an, während das Schwein die Schnauze in die Flüssigkeit hineinsteckt. Wenn der Hund säuft, steckt er die Zunge löffelförmig in die Flüssigkeit hinein, erhebt die Zungenspitze, so daß eine kleine Portion Flüssigkeit von den erhobenen Rändern und der Spitze der Zunge eingeschlossen wird, und schleudert sie nun in die Maulhöhle. Die Katzen lecken Flüssigkeiten auf: sie tauchen die Zunge ein und ziehen dieselbe, mit Flüssigkeit benetzt, schnell in das Maul zurück.

Kauen. Die meißelförmigen Schneidezähne (dentes incisivi) und die scharfen spitzen Eckzähne (d. canini) dienen hauptsächlich zum Abbeißen und Abreißen einzelner Stücke der Nahrung. Das eigentliche Zerreiben, Zerkauen, Zermalmen geschieht mit Hilfe der Backen- und Mahlzähne (Praemolar- und Molarzähne), die auf der Kaufläche 2 kleinere resp. 3 bis 5 größere Höcker tragen. Bei den Fleischfressern werden die Fleischstücke nur zerissen, zerbissen und so geschlungen: die Backenzähne dienen den Carnivoren im wesentlichen zum Zerkleinern der Knochen. Ein eigentliches Kauen zeigen nur die Omni- und Herbivoren. Das Kauen besteht in Bewegungen des Unterkiefers gegen den feststehenden Oberkiefer in vertikaler und transversaler Richtung. Den Unterkiefer ziehen nach oben die Mm. masseter und temporalis, nach oben und vorn die Mm. pterygoidei int., nach vorn die Mm. pterygoidei ext., nach unten der M. digastricus, beim Menschen auch der M. mylo- und geniohyoideus; indes kann der Unterkiefer nur dann nach unten gezogen werden, wenn das Zungenbein durch seine Muskeln (Omohyoideus, Sternohyoideus, Sternothyreoideus, Thyreohyoideus) fixiert wird. Soll das zu Zerkauende unter die Zähne, besonders die Mahlzähne, geraten, so muß auch nach vorn ein Abschluß vorhanden sein, daher kann nur bei geschlossenem Munde leicht gekaut werden; somit ist auch der M. orbicularis oris zu den Kaumuskeln zu zählen.

Bei den Tieren, die von unten nach oben kauen, treten die Mm. masseter,

temporalis und pterygoideus int. gleichzeitig in Tätigkeit; bei denen, welche wesentlich einseitig kauen, also den Kiefer von rechts nach links und umgekehrt bewegen, ist der M. pterygoideus ext. der rechten (mit dem M. masseter der linken) Seite tätig resp. umgekehrt, bei den Tieren, welche von vorn nach hinten kauen, wirken beide Mm. pterygoidei ext. vereint. Bei den Wiederkäuern sind die seitlichen Bewegungen der Kiefer sehr ausgedehnt, bei den Nagetieren die Vor- und Rückwärtsbewegung. Die sehr stark entwickelten Backenzähne der Herbivoren zeigen bei den Einhufern und Wiederkäuern die Eigentümlichkeit, daß die Schmelzsubstanz auch in die Mahlfläche der Zähne eingestülpt ist, so daß sich hier leistenförmige Vorsprünge, die Schmelzleisten bilden, durch die, abgesehen von der dadurch bedingten größeren Dauerhaftigkeit der Zähne, die Futterstoffe fester gehalten und ihre Zermalmung wesentlich gefördert wird.

Es besitzt an Zähnen in beiden Kiefern zusammen:

Mensch	8 Schneide-,	4 Eck- (Augen),	8 Backen-,	12 Mahlzähne
Hund	12 „	4 „	4 Wolfs-,	24 „
Katze	12 „	4 „	— „	14 „
Schwein	12 „	4 „	4 „	24 „
Pferd	12 „	4 „	— „	24 „
Wiederkäuer	8 „	— „	— „	24 „

Es ist bemerkenswert, daß die Augenzähne nur den Hengsten zukommen, den Stuten fehlen. Bei den Wiederkäuern sitzen 8 Schneidezähne im Unterkiefer, der Oberkiefer entbehrt derselben; daher die Wiederkäuer nicht ordentlich beißen können.

Der Masseter, Temporalis, die Pterygoidei, der Mylohyoideus und vordere Bauch des Digastricus werden vom R. crotaphitico-buccinatorius aus dem 3. Ast des N. trigeminus, der Buccinator, Orbicularis oris und hintere Bauch des Digastricus vom N. facialis, der Geniohyoideus vom N. hypoglossus, der Sternohyoideus, -thyreoideus, Thyreohyoideus und Omohyoideus vom R. descendens hypoglossi versorgt.

Die Zunge schiebt die auf ihrem Rücken befindlichen Speiseteile zwischen die Backen- und Mahlzähne; dort werden sie durch die Mahlbewegungen der Kiefer zerrieben und suchen seitlich in die zwischen den Kiefern und der Backe gelegene Tasche auszuweichen. Der M. buccinator drängt diese seitlich ausweichenden Teile wieder zwischen die Backenzähne zurück.

Während des Kauens vermischt sich der gebildete Speisebrei aufs innigste mit dem reichlich zuströmenden Mundsaft. Dadurch werden die Kaubewegungen wirksam unterstützt, insbesondere wenn die Nahrung trocken ist: „gut gekaut, ist halb verdaut".

Außerordentlich fein kaut das Pferd; es ist, wie sich weiterhin zeigen wird, dieses feine Zerkauen, das einen großen Teil der Cellulosehüllen sprengt, für die Auslaugung der Nährstoffe aus dem Futter durchaus notwendig. Sind die Kauwerkzeuge, in erster Linie die Mahlzähne des Pferdes, wie dies im Alter eintritt, schlecht oder nur defekt, so leidet die Ernährung des Pferdes erheblich darunter. Dasselbe ist bei alten Leuten der Fall, die infolge schlechter Zähne die Speisen ungenügend zerkauen. Rinder kauen zuerst grob, erst das zweite Kauen, das Wiederkauen ist fein.

Mundspeichel. In die Mund- oder Maulhöhle ergießen sich

4 Säfte: der Mundschleim (das Sekret der Mundschleimdrüsen: Glandulae labiales, buccales, linguales, palatinae) und die Sekrete der drei Speicheldrüsen: Parotis, Submaxillaris, Sublingualis (bei Hund und Katze sind Submaxillaris und Sublingualis zu einer Drüse vereinigt, dafür haben sie noch eine besondere Speicheldrüse, die Orbitaldrüse). Ihre Sekrete verbinden sich zum Mundspeichel bezw. Maulspeichel, der zunächst dazu dient, die Speiseteile zu durchfeuchten und schlüpfrig zu machen. Der gemischte Mundspeichel ist eine farblose, fadenziehende, bald mehr, bald weniger trübe Flüssigkeit, ohne Geschmack und Geruch, von schwach alkalischer bis neutraler Reaktion. Die Trübung des Speichels rührt von morphotischen Elementen her, einmal den Speichelkörperchen, die den farblosen Blutkörperchen ähnlich lebhafte Molekular- und amöboide Bewegung zeigen (S. 25), ferner von den grossen platten kernhaltigen polygonalen Epithelzellen der Backen- und Mundschleimhaut. Sein spez. Gewicht schwankt zwischen 1,004 und 1,007, die Menge seiner festen Bestandteile zwischen $^1/_2$ und 1 pCt., selten und nur unter besonderen Bedingungen ist sie höher; der Speichel ist also für gewöhnlich ungeachtet seiner Viskosität sehr arm an festen Bestandteilen. Von Mineralstoffen enthält er am reichlichsten Chloralkalien (Chlornatrium und Chlorkalium), etwas phosphorsaure Alkalien und Erden, ferner nicht unbeträchtliche Mengen von kohlensaurem Kalk, der, durch die vom Speichel absorbierte Kohlensäure als doppeltkohlensaurer Kalk in Lösung gehalten, beim Stehen des Speichels an der Luft in Folge Abdunstens der Kohlensäure ein kristallinisches Häutchen und auch den fast ausschließlichen Bestandteil der ab und zu angetroffenen Speichelsteine bildet; diese entstehen, wenn jene Abscheidung schon in den Speicheldrüsen oder in deren Ausführungsgängen erfolgt. Endlich finden sich im Speichel des Menschen und mancher Thiere geringe Mengen von Rhodankalium (Schwefelcyankalium) KCNS, das sich mit Eisenoxydsalzen blutrot färbt. An organischen Stoffen enthält der Speichel eine Spur Albumin, ferner in wechselnder Menge Mucin oder Schleimstoff, das in den Zellen in einer Vorstufe Mucinogen vorhanden ist. Die Gase des Speichels bestehen fast nur aus Kohlensäure, z. T. einfach absorbiert, z. T. chemisch gebunden.

Mucin, ein Glykoproteïd, eine Verbindung von Eiweiß mit einem Kohlehydratkern (S. 14), findet sich in manchen Sekreten und im embryonalen unreifen Bindegewebe (Wharton'sche Sulze des Nabelstrangs), dem es eine glashelle fadenziehende Beschaffenheit verleiht. In Wasser unlöslich, aber darin aufquellend, löst es sich in Alkalien; in der Siedehitze gerinnt es nicht, durch Alkohol wird es ausgefällt. Seine charakteristische Reaktion besteht darin, daß es von Essigsäure gefällt wird und sich im Ueberschuss des Fällungsmittels nicht auflöst. Sehr wenig Mineralsäure fällt zwar das Mucin, doch löst es sich im geringsten Ueberschusse derselben auf. Beim Kochen des Mucins mit verdünnten Mineralsäuren wird eine zuckerähnliche reduzierende (S. 125) Substanz neben einem Eiweißstoff abgespalten.

Der gemischte Speichel des Pferdes ist wasserhell; außerordentlich zäh, enthält über 1 pCt. feste Stoffe, darunter 0,8 pCt. Salze. Der gemischte Speichel des Hundes enthält nur 1/2 bis 1 pCt. feste Stoffe; sowohl beim Pferde wie beim Hunde fehlt Rhodankalium.

Einen wichtigen Bestandteil bildet ein Enzym (S. 131), die Speicheldiastase „Ptyalin", die, nach dem Funde von Leuchs (1831), analog der Malzdiastase (S. 132), gequollene Stärke, Stärkekleister fast momentan in Dextrin und Zucker überführt. Wie alle Enzymwirkungen, geht auch die der Speicheldiastase am besten bei höherer Temperatur vor sich, am schnellsten bei Blutwärme, 35° bis 40° C. Bei 60°, sicher bei 70° wird das Enzym ganz unwirksam. Zuerst wird bei Digestion von Stärkekleister mit Speichel der Kleister verflüssigt, dabei entsteht lösliche Stärke „Amidulin", die sich mit Jod noch blau färbt. Nach etwa 1/4 Minute erhält man auf Jodzusatz nicht mehr die blaue Farbenreaktion der Stärke, sondern die burgunderrote des Dextrins (S. 126), Brücke's Erythrodextrin; daneben kann man durch die Trommer'sche wie durch die Gärungsprobe (S. 125) die Anwesenheit von Zucker nachweisen. 1 ccm menschlicher Speichel verflüssigt schon innerhalb 1/2 Minute Kleister aus 2 g Stärke vollständig. Auch auf rohes Stärkemehl wirkt menschlicher Speichel ein, jedoch nach Hammarsten viel langsamer; das unlösliche Stärkemehl wird zunächst in lösliche Stärke übergeführt. Fein gepulverte Kartoffelstärke wird schon in 5 Minuten verzuckert; ähnlich wie die feine Pulverisierung wirken die Kaubewegungen.

Nach Musculus und v. Mering ist der von der Malzdiastase wie vom Speichelenzym gebildete Zucker der Hauptsache nach Malzzucker, Maltose $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, ein Disaccharid (S. 125). Daneben entsteht nur wenig Traubenzucker, der nach Röhmann erst aus der Maltose durch ein zweites in sehr geringer Menge vorkommendes Enzym, Maltase, gebildet werden soll. Die Maltose kristallisiert in weißen Nadeln, ist in Weingeist schwerer löslich als Traubenzucker; sie dreht die Polarisationsebene fast 3 mal so stark als der letztere nach rechts, dagegen reduzieren erst 3 Teile Maltose die gleiche Menge Kupferoxyd wie 2 Teile Traubenzucker. — Uebrigens findet sich neben Erythrodextrin ein zweites, durch Jod nicht färbbares, durch Alkohol fällbares Dextrin, das sog. Achroodextrin, das vom Ptyalin nicht weiter angegriffen wird.

Unter den Säugetieren besitzen nur Mensch, Affe, Schwein und Nagetiere (Kaninchen, Ratte, Maus, Eichhorn, Meerschweinchen) einen diastatisch wirksamen Speichel; dagegen ist der Speichel der Karnivoren (Hund, Katze) und unter den Omnivoren der vom Bär diastatisch fast unwirksam. Auch der Maulspeichel des Pferdes ist von einer kräftigen, der vom Rind und Schaf von einer ziemlichen diastatischen Energie auf Stärkekleister und sogar auf rohe, ungequollene Stärke. Bei den Tieren, denen die Speicheldiastase fehlt, kann daher der Speichel nur dazu dienen, das aufgenommene, meist trockene Futter zu durchfeuchten, schlüpfrig und so für die Fortbewegung aus der Maulhöhle nach der Speiseröhre

geeignet zu machen. Dem entsprechen auch die enormen Differenzen in der Speichelmenge, die verschiedene Tiere innerhalb 24 Stunden sezernieren. Während dieselbe beim Menschen auf 250—800 g pro Tag geschätzt wird, scheiden Pferde bis 40, Rinder sogar bis 60 kg Speichel aus, also $^1/_{12}$—$^1/_{10}$ ihres Körpergewichtes.

Im allgemeinen wird um so mehr Speichel gebildet, je trockener das Futter ist, und je weniger Trinkwasser dazu verabreicht wird. Colin hat Pferden, die gemessene Mengen verschiedener Futterstoffe fraßen, durch eine künstlich angelegte Oeffnung der Speiseröhre am Halse die mit Speichel durchtränkten Bissen abgefangen und gewogen. Die Differenz des Gewichtes dieser Bissen und des gereichten Futters entspricht der Menge des abgesonderten Speichels. Es hat sich herausgestellt, daß bei Heu und Stroh das vierfache, bei Gerstenmehl und Hafer das doppelte, bei feuchtem Heu etwa das halbe Gewicht an Speichel und bei mit Wasser angerührtem Gerstenmehl fast gar kein Speichel hinzugegeben wird. Hand in Hand mit der Größe der Speichelsekretion sehen wir auch die der Parotiden gehen. Schneidet man die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen irgendwo an und bindet in diese feine Glasröhrchen ein, oder verlegt man besser nach Pawlow die Schleimhautstelle, auf welcher sich die natürliche Mündung des Drüsenausführungsganges befindet, an entsprechender Stelle auf die äußere Haut, sodas der Speichel nach außen abfließt, sog. Speichelfisteln, so überzeugt man sich, daß der wasserklare Parotisspeichel der an festen Bestandteilen ärmste ist, daher Cl. Bernard die Parotiden als wasserbereitende „aquipare“ Drüsen anspricht. Beim Pferde erhielten Ellenberger und Hofmeister beim Kauen von Hafer, Heu oder Häcksel 2—4 kg Parotidenspeichel in der Stunde. Mucin enthält weder er noch die Drüse, dagegen ist er sehr reich an Calciumkarbonat, daher er beim Stehen an der Luft sich stark milchig trübt. Der Submaxillarspeichel ist ein wenig fadenziehend, der Sublingualspeichel schleimähnlich und sehr konzentriert; beide enthalten Mucin. Bei den Karnivoren sind die Parotiden sehr klein, weil zu ihrer wasserreichen Nahrung (Fleisch enthält fast 75 pCt. Wasser) wenig Speichel hinzugegeben zu werden braucht. Bei den Herbivoren, die trockenes Futter fressen, findet man die Parotiden außerordentlich stark entwickelt.

In erster Reihe steht die Entwickelung der Parotiden und die Menge des gelieferten gemischten Speichels in einer sichtbaren Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Nahrung derart, daß bei Fleischnahrung am wenigsten, bei Pflanzennahrung am meisten Speichel abgeschieden wird, und zwar um so reichlicher, je trockener das Futter ist, während die Speichelmenge der Omnivoren etwa in der Mitte zwischen beiden steht. Im nüchternen Zustande ist die Speichelsekretion gering, wird durch Sprechen und Rauchen, durch den Geruch oder den Anblick, ja sogar schon durch die Vorstellung eines leckeren Mahls „(psychische Sekretion)“ gesteigert und durch Einleitung von Kaubewegungen ad maximum gebracht. Die Sekretion des Speichels in Abhängigkeit von jenen einzelnen Faktoren erfolgt durch nervösen Einfluß, mit dem wir uns später zu beschäftigen haben werden. Es sei hier nur der interessanten Beobachtungen an den Speicheldrüsenzellen gedacht, die es über allen

Zweifel erheben, daß die wesentlichen und charakteristischen Stoffe des Speichels in den Drüsen selbst gebildet werden.

Die Speicheldrüsen gehören zu den zusammengesetzten tubulösen Drüsen mit verzweigtem Ausführungsgange; die Tubuli bilden laterale und terminale Ausbuchtungen der Ausführungsgänge. Eine Anzahl von diesen treten zur Bildung der Speichelröhren zusammen, die mit einem zylindrischen Stäbchenepithel besetzt sind. Heidenhain unterscheidet an ihnen: Schleimdrüsen (Schleimspeichel-) und Eiweißdrüsen (seröse Drüsen). Zu den Schleimdrüsen einfachster Form gehören die Drüsen der Zunge und des Oesophagus: hier liegen der Membrana propria überall große helle Zellen mit einem kleinen Kern an. Etwas komplizierter ist der Bau anderer Schleimdrüsen, so der Orbitalis und Sublingualis aller Säugetiere, ferner der Submaxillaris des Hundes und der Katze. In letzteren sieht man im Tubulus große, helle, kaum granuliert erscheinende Zellen und daneben an einigen Stellen der strukturlosen Wand direkt aufsitzend, also wandständig, kleine, länglich runde, granulierte Zellen mit rundlichem Kerne, die Gianuzzi'schen Halbmonde; Heidenhain nennt sie Randzellen, die übrigen Zentralzellen. Mit Karmin färben sich diese kaum, während die Randzellen sich lebhaft rot färben; die Zentralzellen enthalten Mucin, die Randzellen ein eiweißhaltiges Protoplasma, daher der Unterschied in der Färbbarkeit. Versetzt man die Drüse in sehr energische Tätigkeit, so sieht man in dem Maße, als die Drüse sezerniert, die Randzellen an Zahl und Größe zunehmen, während die Zentralzellen abnehmen. Neueren Anschauungen zufolge sind beide Zellformen Zellen derselben Art, nur in verschiedenen Funktionzuständen. Die sekretgefüllten Schleimzellen drängen die sekretleeren Randzellen vom Drüsenlumen ab. Nach Entleerung des Sekrets werden die Zentralzellen durch die sich jetzt mit Sekret füllenden Randzellen verdrängt. Der lebhaften Betätigung der Speicheldrüsen geht eine Erweiterung der Blutgefäße voran und eine solche Beschleunigung des Blutdurchflusses, daß der Puls sich durch die Kapillaren bis in die Venen fortsetzt, und die Venen noch hellrotes, fast arterielles Blut führen.

Die Zellen der Eiweißdrüsen, zu denen die Parotis aller Säugetiere und die Submaxillaris des Kaninchens gehören, erscheinen dagegen stets mit dunkeln Körnchen gefüllt, sodaß die Zellgrenzen nicht ohne weiteres wahrnehmbar sind; nach Alkoholhärtung und Karminfärbung sieht man in einer ungefärbten Grundsubstanz dunkle Körnchen und einen unregelmäßig zackigen rotgefärbten Kern; die Zellen haben einen hohen Eiweißgehalt. Die Submaxillaris des Menschen ist eine gemischte Drüse, insofern Abschnitte vom Charakter der Schleimdrüsen und solche von Eiweißdrüsen neben einander vorkommen.

Sehr schön lassen sich nach der Entdeckung von Heidenhain (1868) die Unterschiede im Aussehen der ruhenden „sekretgefüllten" und der energisch tätigen „sekretleeren" Drüsenzellen an der Parotis des Hundes verfolgen. In der tätigen Drüse (Fig. 32) sind die Zellen durchgängig verkleinert, die Zellsubstanz bildet oft nur eine schmale Zone um den Kern, während im Ruhezustand (Fig. 31) der Durchmesser der Zelle 2—3 mal so groß ist als der des Kerns. Die Grundsubstanz der Zellen der ruhenden, sich mit Sekret füllenden Drüse ist mit kleinen dunklen Körnchen erfüllt, die der tätigen Drüse, die mehr oder weniger

Sekret abgegeben hat und daher sekretleer ist, erscheint heller und arm an Körnchen besonders an der äußeren, der Membrana propria zugewandten Seite (Langley). Die Volumenabnahme der tätigen Zellen spricht dafür, daß sie Substanzen an das Sekret abgegeben haben; die Abnahme der Körnchen im Zelleib der tätigen

Fig. 31.

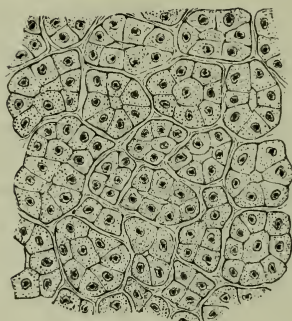
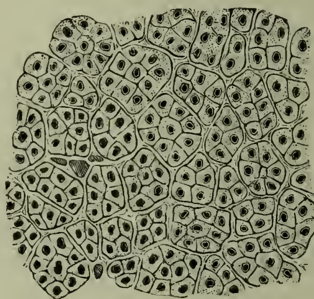


Fig. 32.



Ruhende und tätige
Parotis des Hundes nach Heidenhain.

Drüse, daß erstere es gewesen, auf deren Kosten die Sekretbestandteile gebildet worden sind. Ganz ähnliche Erscheinungen zeigen auch die Schleimdrüsen.

Verdauungsvorgänge in der Mundhöhle. Außer der mechanischen Zerkleinerung und der Einspeichelung der Speisen kann auch ein Teil der in Wasser oder im schwach alkalischen Mundspeichel löslichen Stoffe der Nahrung in Lösung übergeführt werden. Da trockene Stoffe keine Geschmacksempfindung hervorrufen, vielmehr nur im gelösten Zustande die Endigungen der Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut erregen, so ist der Mundspeichel auch der Vermittler der Geschmacksempfindungen. Bei den Tieren, die einen diastatisch wirksamen Speichel besitzen (S. 137), mag auch ein Teil der in gekochtem (vielleicht auch der in rohem) Zustande eingeführten Stärke chemisch in Dextrin und Zucker übergeführt werden. Ungeachtet des nur kurzen Verweilens der Speisen in der Mundhöhle soll nach neueren Beobachtungen von J. Müller beim Menschen ein erheblicher Teil vom gequollenen Amylum (z. B. Reisbrei) schon hier der fermentativen Umwandlung unterliegen.

Schlingen und Schlucken. Die zerkleinerten und durch Imbibition mit dem Mundspeichel in einen Brei verwandelten Speiseteile werden durch die Bewegungen der Zunge geformt. Dabei nimmt diese infolge Kontraktion ihrer Querfasern (M. transversus linguae) eine Mulden- oder Löffelform an, sodaß die Ränder gegen die Zähne resp. den harten Gaumen anstoßen und so ein länglich runder Hohlraum gebildet wird. In eine diesem Hohlraum entsprechende Form wird der Speisebrei ge-

bracht und so zu einem rundlichen Ballen, einem „Bissen“ (bolus) formiert, der nun plötzlich nach rückwärts hinter den Isthmus faucium durch eine von der Spitze nach der Basis fortschreitende Erhebung der Zunge gepresst wird. Dies geschieht wesentlich durch kräftige Kontraktion beider Mm. mylohyoidei, die unterstützt wird durch eine Kontraktion der Styloglossi. Es bedarf nun noch des luftdichten Abschlusses der Choanen nach der Nasenhöhle und des Kehlkopfeinganges. Ersterer wird dadurch hergestellt, daß durch Kontraktion der Levatores palati mollis und der Mm. pharyngo-palatini der weiche Gaumen erhoben und horizontal ausgespannt sowie durch den M. constrictor pharyngis sup. die hintere Rachenwand vorgewölbt wird zu einem Wulst (Passavant'scher Wulst), gegen den sich der weiche Gaumen anlegt. Der Verschluß des Kehlkopfeinganges kommt in der Weise zustande, daß unmittelbar nach der Kontraktion der Mylohyoidei der Kehlkopf erhoben und gegen die Zungenwurzel gedrückt wird; dadurch muß der Kehldeckel auf den Eingang zum Kehlkopf gepreßt und so die Passage gesperrt werden. Hierzu kommt der Verschluß der Stimmritze: die Stimmbänder legen sich infolge der Zusammenziehung der Mm. thyreo-arytaenoidei, interarytaenoidei und cricoarytaenoidei laterales genau aneinander. Doch ist dieser Verschluß nicht wesentlich für den Schluckakt. Nachdem so die Kommunikation nach dem Nasenrachenraum und nach dem Kehlkopf verlegt und der Zugang zum Oesophagus durch Nachvornziehen der Aryknorpel vergrößert ist, schlüpft der Bissen in den Bereich der Constrictores pharyngis med. und inf. und wird durch deren Kontraktion in den Oesophagus gepreßt; hier wird er durch die Kontraktion der Wandungen weiter nach abwärts befördert. Werden Flüssigkeiten geschluckt, so werden sie nach Kronecker und Melzer mit großer Geschwindigkeit in einem Akt durch die Rachenhöhle und die erschlaffte Speiseröhre hinab bis an den Mageneingang und sogar durch die Kardia in den Magen hinuntergeschleudert, gleichsam hinuntergespritzt. Den Spritzenstempel bildet der hintere Teil der Zunge, die Kraft wird hauptsächlich durch die Mylohyoidei gegeben; es kann dadurch im Rachenraum eine Druckerhöhung von 15 mm Hg entstehen. An den Spritzakt schließen sich dann wieder Kontraktionen der Konstriktoren und des Oesophagus, die den Transport etwa restierender fester Speiseteile noch in den Magen bewirken. Halbflüssige Speisen werden wie feste mehr allmählich durch die Kontraktion der Wandungen befördert. Der ganze Vorgang der Ueberführung der Schluckmasse, gleichviel ob dieselbe aus einem Bissen oder nur aus Flüssigkeiten besteht, aus der Mundhöhle in die Speiseröhre (bezw. in den Magen) heißt Schlingakt oder Schluckakt.

Ab und zu kommt es vor, daß besonders bei schnellem Schlingen der Verschluß mangelhaft erfolgt, dann dringen Speisepartikel in den Kehlkopf oder durch die Choanen in die Nasenhöhle ein, wir sagen dann, wir haben

uns verschluckt. Verirren sich Speiseteile in den Kehlkopf, so entsteht starker Hustenreiz, und mit einem kräftigen Exspirationstoß werden die eingedrungenen Fremdkörper ausgeworfen. Nach Entfernung des Kehldeckels sah Longet bei Hunden, daß feste Speisen zwar gut geschluckt werden, Getränke aber sich regelmäßig in die Luftröhre verirren und heftige Hustenanfälle hervorrufen. Die Zeit, die ein Pferd bei freiem Zutritt des Speichels zum Schlingen einer bestimmten Futtermenge braucht, vergrößert sich nach Magendie um mehr als die Hälfte, wenn infolge Unterbindung der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen der Speichelerguß in die Maulhöhle aufgehoben ist.

Den Mylohyoideus versorgt der R. crotaphitico-buccinatorius vom 3. Ast des Trigeminus, den Hyoglossus der N. hypoglossus, den Levator veli palatini und den Pharyngopalatinus der R. palatinus vom Facialis und der R. pharyngeus N. vagi, die Schließer der Stimmritze der N. laryngeus inf. vom N. vagus. Nach Kronecker können die Schluckbewegungen durch gleichzeitige Reizung des N. glossopharyngeus reflektorisch gehemmt werden. Jede Schluckbewegung ist nach Steiner von einem In- und Exspirationsakt begleitet.

Die an den Schluckakt anschließende und durch ihn erregte Kontraktion der Speiseröhrenmuskeln erfolgt so, daß vom Schlunde angefangen und bis zum Magen successive fortschreitend sich in regelmäßiger Folge nacheinander die Zusammenziehung vollzieht, also gleichsam eine Kontraktionswelle allmählich vom Schlunde nach dem Mageneingange abläuft, „peristaltische Bewegung“. Diese Welle befördert die vor der Kardia liegende Schluckmasse, unter Eröffnung der Kardia, in die Magenhöhle.

Beim Trinken des Pferdes sieht man an der linken Seite des Halses dicht neben der Wirbelsäule, wo der Oesophagus nach Kreuzung mit der Luftröhre ganz oberflächlich liegt, eine Schlauchwelle oral-kaudalwärts die Speiseröhre entlang laufen.

Es ist endlich bemerkenswert, daß das Schlucken willkürlich oder unwillkürlich (reflektorisch) eingeleitet werden kann; aber auch wenn willkürlich begonnen, läuft der Schluckakt weiterhin unwillkürlich ab und kann durch unseren Willen nicht gehemmt werden.

Im ruhenden Zustande erscheint das Lumen der Speiseröhre auf dem Querschnitte nicht rundlich, sondern sternförmig. Um die Ausdehnung und Erweiterung des Oesophagus durch den hinabgleitenden Bissen zu gestatten, ist das Volumen der Mucosa grösser, als das der sie nach außen umgebenden sehr dehnbaren und elastischen Muskelhaut, daher sich jene in Falten legen muß. Die Speiseröhre besitzt eine äußere Schicht längsverlaufender und eine innere Schicht zirkulär verlaufender quergestreifter Muskelfasern. So lange die Speiseröhre am Halse verläuft, hat sie beim Menschen quergestreifte Muskelfasern; sobald sie die obere Brustapertur überschritten, glatte Muskelfasern. Beim Pferde finden sich in der Speiseröhre glatte Muskelfasern von der Höhe der Herzbasis ab, doch laufen noch zwei Spiraltouren quergestreifter Fasern um die glatten Fasern bis zum Ende der Speiseröhre hinunter. Die meisten übrigen Säugetiere haben quergestreifte Muskulatur bis hinunter zum Magen, nur beim Hunde finden sich quergestreifte und glatte Muskelfasern nebeneinander. Das Vorkommen quergestreifter Muskulatur ist deshalb bemerkenswert,

weil sie hier, wie auch beim Herzen (S. 32), unwillkürliche Bewegungen, d. h. solche, die wir durch den Willen nicht beeinflußen können, vermittelt. Entsprechend dem allgemeinen Gesetze, daß die Bewegung der quergestreiften Muskulatur schnell auf ihren Höhepunkt ansteigt und auch schnell wieder nachläßt, während die glatten Fasern langsam und allmählich auf die Höhe der Zusammenziehung gelangen und ebenso wieder ganz allmählich in den Zustand der Ruhe zurückkehren, erfolgt beim Menschen und Pferde die Bewegung am schnellsten im obersten Teile der Speiseröhre, langsamer im unteren Teile. Am Magenende, dem kardialen Teil, sind die Ringmuskeln zu einer starken Schicht entwickelt und bilden einen Schließmuskel, den Sphincter cardiacus; der für gewöhnlich feste (tonische) Schluß desselben läßt nach, wenn die peristaltische Welle an der Kardia anlangt. Hier grenzt das geschichtete Pflasterepithel der Oesophagusschleimhaut in einem gezackten Rande an das Zylinderepithel des Magens, doch trifft dies nur für die Karnivoren und ferner für den Menschen und Affen zu.

Magenverdauung.

Wegen der hier vorliegenden, grundverschiedenen Verhältnisse ist der Magen der Karnivoren sowie der von Mensch und Affe einerseits, der der Herbivoren andererseits gesondert zu behandeln.

Bei den Karnivoren, beim Menschen und beim Affen besteht der Magen, von außen nach innen betrachtet, zunächst aus der Peritonealschicht, dann einer Schicht von glatten längsverlaufenden, ferner einer Schicht von glatten zirkulärverlaufenden Muskeln, auf welche die bindegewebige Submukosa folgt, der die überaus dicht mit Drüsen besetzte Mukosa aufsitzt. Sowohl die Längs- als die Ringmuskelschicht ist im Pylorusteil am stärksten entwickelt und bildet an der Grenze gegen das Duodenum den Sphincter pylori. Die innere Oberfläche ist besonders im Fundus durch die Plicae villosae vergrößert; die Magenschleimhaut wird von dicht gedrängten, vertikal stehenden tubulösen Drüsen durchsetzt und führt unter dem Drüsengrunde eine Muskelschicht, die sog. Muscularis mucosae. Das Zylinderepithel des Magens steigt nur in den Drüseneingang und in den verengten Drüsenhals hinab.

Man unterschied früher die Drüsen im Fundusteil als Fundusdrüsen, auch Pepsin- oder Labdrüsen, von den Drüsen im Pylorusteil als Pylorusdrüsen, fälschlich auch Schleimdrüsen genannt. Das Epithel der Pylorusdrüsen ist von zylindrischer bis flaschenförmiger Gestalt. Die Labdrüsen, welche viel länger sind als die Pylorusdrüsen und ein viel engeres Lumen haben, enthalten in der Axe dichtgedrängte kleine helle kernhaltige kubische Zellen, „Hauptzellen", und daneben, der Membrana propria anliegend, sie hier und da ausbauchend, nie aber eine zusammenhängende Schicht bildend oder bis ins Drüsenlumen reichend, kuglige große kernhaltige Zellen mit dunklem körnigen eiweißreichen Inhalt (sich mit Karmin oder Anilin tief rot resp. blau färbend), die „Belegzellen". Hund, Schwein, Kaninchen haben lange Labdrüsen; Meerschweinchen, Maulwurf, Fledermaus kurze. Nach Heidenhain besteht der Unterschied zwischen Pylorus- und Fundusdrüsen nur darin, daß jene nur Hauptzellen, diese Haupt- und Belegzellen enthalten. Er nennt deshalb die Pylorus-

drüsen: einfache Magendrüsen, die Fundusdrüsen: zusammengesetzte Magendrüsen.

Der Gewinnung des Magensaftes stellten sich früher große Schwierigkeiten in den Weg, weil vom nüchternen Magen kein Saft sezerniert wird. Die Magendrüsen geraten erst in Tätigkeit, wenn Speisen in den Mund gelangt sind, oder sonst ein Reiz einwirkt: dann wird der vorher blaßrote Magen tiefrot, blutreich, und es treten, wenn auch sehr langsame, Bewegungen des Magens auf. Réaumur (1752) und Spallanzani (1784) suchten sich dadurch Magensaft zu verschaffen, daß sie an Fäden befestigte Schwämme verschlucken ließen und den Inhalt der herausgezogenen Schwämme ausdrückten. Dann hat Beaumont (1834) bei einem kanadischen Jäger St. Martin, der durch Schuß eine Verletzung der Bauch- und Magenwand mit nachfolgender Verlötung beider, eine „Magenfistel“ acquiriert hatte, Beobachtungen über den Magensaft angestellt. Und dieses gleichsam von der Natur gemachte Experiment brachte zuerst Bassow (1842) und wohl unabhängig von ihm Blondlot auf den fruchtbringenden Gedanken, in analoger Weise beim Hunde künstliche Magenfisteln anzulegen. Die Methoden hierfür, wie überhaupt für die Anlegung von Fisteln zur Gewinnung der verschiedenen natürlichen Verdauungssäfte sind in neuerer Zeit von Pawlow und seinen Schülern in außerordentlicher Weise vervollkommnet worden. Mit Hilfe der Magenfisteln sind erst gesicherte Kenntnisse über die Zusammensetzung des Magensaftes gewonnen worden. Der Magensaft wird nicht dauernd abgesondert, sondern nur auf Reize, und zwar sind dies nach Versuchen am Hunde erstens psychische Reize von seiten des Geschmacks, Geruchs, Gesichts. Diese wirken auch dann, wenn, wie bei Pawlow's „Scheinfütterungen“ (S. 145), die aufgenommene Nahrung garnicht in den Magen gelangt, „Appetitsaft“ oder „psychischer Magensaft“. Zweitens wird der Magensaft abgesondert auf chemische Reize des hineingelangenden Futters, und zwar sollen nach Pawlow besonders das Wasser und die Extraktivstoffe des Fleisches beim Hunde als Reiz wirken, nur in geringem Grade die eigentlichen Nährstoffe. Die psychischen Reize (das Verlangen, der vorgestellte Genuß und das Gefühl der Befriedigung) sind die wichtigsten. Der daraufhin abgesonderte Saft ist reichlicher und wirksamer. Im nüchternen Zustande ist die Magenoberfläche mit einem zähen Schleim bedeckt, der in der Regel alkalische bis neutrale Reaktion gibt. Wird der Magen tätig, rötet sich seine Innenfläche, so sieht man zunächst helle Tröpfchen hervorquellen von neutraler bis schwach saurer Reaktion, allmählich nimmt die Ausscheidung des Magensaftes und damit auch die Intensität der sauren Reaktion zu, und zwar ist nach Pawlow die Sekretion am stärksten in der ersten Verdauungsstunde, sinkt in der vierten schon auf $^1/_6$ des Wertes der ersten Stunde ab und ist in der fünften fast Null. Ein großer Hund von 25—30 Kilo kann in 5 Stunden bis zu 6 Liter Appetitsaft liefern. Der Magensaft von Karnivoren und vom Menschen

reagiert energisch sauer. Er ist klar, farblos bis blaßgrau, von fadem Geruch und Geschmack. Sein spezifisches Gewicht beträgt 1·005 bis 1·009. Dementsprechend erhält der Magensaft bis zu $2^1/_2$ pCt. feste Bestandteile. Von den festen Stoffen sind die wichtigsten die freie Säure und zwei Enzyme, das Pepsin und das Lab. Die freie Säure ist Salzsäure, und zwar enthält der Magensaft des Menschen etwa 0·1 bis 0·35 pCt., der Magensaft des Hundes sogar 0·3 bis 0·6 pCt. HCl. Wässerige Lösung von Methylviolett oder Kongorot wird daher durch Magensaft, gleichwie durch sehr verdünnte HCl, blau gefärbt. Daneben finden sich noch 0·2 pCt. Chloride (NaCl, KCl, NH_4Cl, $CaCl_2$), ferner Phosphorsäure an Kalk, Magnesia und Eisen gebunden in Form der Monophosphate als $CaH_4(PO_4)_2$ u. s. w. Die Wirkung des Magensaftes besteht nun darin, daß er Eiweiß (und Leim) verdaut, Milch zur Gerinnung bringt und Rohrzucker invertiert.

Methode der Fistelanlegung. Nach Cl. Bernard wird die Bauchhöhle in der Linea alba durch einen vom Proc. xiphoideus sterni beginnenden Schnitt eröffnet, ebenso eine hervorgezogene Falte der Magenwand von 2 bis 3 cm Länge, in diese eine kurze Neusilberröhre mit einer deren inneres freies Ende überragenden Randplatte, die sog. Kanüle eingeführt, die Magenwunde um die Kanüle festgebunden, und die Kanüle samt dem Magen durch einige Nähte in der Bauchwunde fixiert. Damit die Kanüle nicht in den Magen hineingleitet, wird auf den zur Bauchwunde herausragenden Teil ein zweites Röhrenstück aufgeschraubt, dessen Randplatte, bis an die Bauchwandungen vorgeschoben, den Kontakt des Magens mit der Bauchwand sichert. Hierzu hat Pawlow die Durchschneidung des Oesophagus mit nachfolgender Einnähung der durchschnittenen Enden am Halse gefügt, sodas nun die gekauten Speisen am Halse herausfallen, „Scheinfütterung", und der Magensaft durch die aufgenommenen Speisen nicht verunreinigt wird. Ferner hat Heidenhain gelehrt, den Fundus oder den Pylorus zu isolieren und in die äußere Bauchhaut einzuheilen. Pawlow hat die Methodik weiter dahin ausgebildet, einen kleinen Magen aus dem Fundus unter Erhaltung der Vaguszweige zu bilden und seine Oeffnung nach außen zu verlegen, sodaß, während der große Magen unter Aufnahme von Speisen ganz in normaler Weise tätig ist, man die Sekretion an dem Teilstück ganz rein ohne Vermischung der Speisen verfolgen kann.

Das Pepsin ist, wie die meisten Enzyme, ein vielleicht eiweißähnlicher, durch Tierhäute kaum hindurchgehender Stoff; es zeigt eine sehr energische Wirkung auf Eiweiß, aber nur wenn zugleich freie Säure vorhanden ist; in alkalischer Lösung wird das Pepsin zerstört. Daß es sich bereits in der Magenschleimhaut als solches (bez. in einer Vorstufe) findet, geht aus Versuchen von Eberle (1834) und Schwann hervor, nach denen man das wirksame Prinzip in Lösung erhält, wenn man die abgezogene Schleimhaut fein zerschneidet und mit Wasser extrahiert. Indes haben diese Wasserauszüge den Nachteil, daß sie leicht in Zersetzung übergehen. v. Wittich hat die schon erwähnte Methode angegeben, die Enzyme mit Glyzerin zu extrahieren, das zugleich

konservierend wirkt, Fäulnis nicht aufkommen läßt. Am besten behandelt man die ausgewaschene und gut zerkleinerte Schleimhaut kurze Zeit mit Alkohol und extrahiert dann den getrockneten und fein pulverisierten Niederschlag mehrere Tage hindurch mit Glyzerin. Mit Hilfe solcher Verdauungsflüssigkeiten kann man außerhalb des Organismus künstliche Verdauung anstellen, die für das Studium immerhin von Wichtigkeit ist, weil es so am besten gelingt, die einzelnen Bedingungen, die für den Verdauungsvorgang von Bedeutung sind, festzustellen.

So zeigt sich in bezug auf die Temperatur, daß, wie für alle tierischen Fermentationen das Optimum ihrer Wirksamkeit etwa bei Körperwärme liegt, auch die künstliche Verdauung am besten vor sich geht in einem Luft- oder Wasserbad, dessen Temperatur auf 35°—40° C. reguliert ist (Brütofen oder Thermostat). Je niedriger die Temperatur, desto mehr wird die Einwirkung des Fermentes verzögert, bis bei etwa 0° C. das Pepsin fast unwirksam wird. Wie alle Enzyme wirkt ferner das Pepsin schon in geringster Menge, doch wächst mit zunehmender Pepsinmenge die Schnelligkeit der Verdauung. Bezüglich der Säuremenge ergibt sich, daß eine zu geringe oder zu große Menge die Verdauung aufhebt; das Optimum beträgt 0·3—0·4 pCt. Auch die Art des Eiweiß ist von Bedeutung. Für die künstlichen Versuche empfiehlt es sich, gekochtes Fibrin oder Scheibchen von hartgekochtem Hühnereiweiß zu wählen, weil man an diesen schon mit bloßem Auge den Auflösungsvorgang verfolgen kann. Fügt man zu einem wirksamen Glyzerinextrakt Fibrinflocken, so erhält man ungeachtet mehrstündiger Digestion bei 40° C. keine Spur von Auflösung. Bringt man in eine 0·2 proc. Salzsäure etwas Fibrin, so sieht man dieses stark aufquellen, durchscheinend werden, aber auch nach mehrstündiger Digestion ist keine Lösung erfolgt; höchstens hat die Säure einen kleinen Teil in Acidalbuminat (S. 14) verwandelt. Digeriert man endlich Fibrin mit 0·2 proc. Salzsäure, der man einige Tropfen eines Pepsinglyzerinextraktes hinzufügt, so wird in kurzer Zeit ein großer Teil des Fibrins gelöst, und schon nach 1 Stunde ist kaum noch ungelöstes Fibrin vorhanden.

In dem Verdauungsgemisch findet sich einmal Acidalbuminat (S. 14) oder Syntonin, das bei sorgfältigem Neutralisieren feinflockig ausfällt (daher auch als „Neutralisationspräzipitat" bezeichnet), dann aber von dem löslichen Eiweiß abweichende Modifikationen, die auch in der neutralen Flüssigkeit gelöst bleiben, und die man seit C. G. Lehmann als Peptone bezeichnet. Die Peptone unterscheiden sich von den Eiweißkörpern dadurch, daß sie in Wasser leicht löslich sind (die Lösungen schmecken intensiv bitter); daß sie Tierhäute durchdringen, in der Siedehitze nicht gerinnen, weder durch Mineralsäuren noch durch Ferrocyanwasserstoff (Zusatz von Essigsäure und Ferrocyankalium), noch durch Sättigen mit Ammonsulfat gefällt werden; nur Gerbsäure, Sublimat, Phosphorwolframsäure fällen das Pepton. Endlich sind Peptone durch eine sehr scharfe Farbenreaktion ausgezeichnet: versetzt man eine Flüssigkeit, die auch nur Spuren von Peptonen enthält, mit Natronlauge und fügt tropfenweise eine sehr dünne Kupferlösung hinzu, so erhält man in der Kälte eine tiefrote bis purpurrote Färbung (Pepton- oder Biuret-

reaktion), während gelöstes Eiweiß sich bei dieser Behandlung in der Kälte nur blau färbt. Außer Syntonin und Pepton finden sich nach E. Salkowski und Kühne noch eigentümliche Eiweißkörper, Albumosen, in warmem Wasser klar löslich, aber Tierhäute nicht durchdringend (nicht diffusibel) und die charakteristische, sie von allen anderen Eiweißstoffen (S. 13) unterscheidende Eigenschaft zeigend, daß ihre durch wenig Salpetersäure bewirkte Fällung sich beim Erwärmen zu einer gelben Flüssigkeit vollständig löst, um beim Erkalten wieder zu erscheinen: Salpetersäure im Ueberschusse löst die gefällten Albumosen wieder auf. Mit dem Pepton teilen die Albumosen die Farbenreaktion auf Zusatz alkalischer Kupferlösung. Die wässrige Lösung der Albumosen wird durch Sieden nicht gefällt, wohl aber durch Ferrocyanwasserstoff (Essigsäure + Ferrocyankalium), sowie durch Sättigen mit Ammonsulfat. Nach neueren Untersuchungen faßt man das Syntonin und die Albumosen als Uebergangstufe des Eiweiß zum Pepton auf. Die letzteren werden daher auch Propeptone genannt; man unterscheidet sie in primäre Albumosen (diese wieder in Protalbumosen und Heteroalbumosen, die durch Wasserlöslichkeit und chemische Zusammensetzung von einander abweichen) und bei weiterer Pepsinwirkung aus ihnen hervorgehend die sekundären Albumosen (Deuteroalbumosen). Verschiedene Eiweißarten geben auch verschiedene Arten von Albumosen, die man alle unter dem Namen Proteosen zusammenfaßt. Die genauere Kenntnis aller dieser Körper und des Verhältnisses ihrer Menge bei der natürlichen Magenverdauung ist zurzeit noch Gegenstand der Forschung. Jedenfalls ist das Wesentlichste der Peptonisierung die stufenweise Aufspaltung der hochzusammengesetzten wasserunlöslichen Eiweißmoleküle in einfachere und wasserlösliche Substanzen. Dabei kann die Magenverdauung schon bis zu den letzten Stadien des Eiweißabbaues, den Aminosäuren, gehen. Auch die im Pflanzenreich vorkommenden Eiweißkörper unterliegen in gleicher Weise der Einwirkung des Magensaftes.

Die Ueberführung der Eiweißkörper in Albumosen und Peptone gelingt auch durch Salzsäure allein, und zwar durch Salzsäure von 0·4 pCt. bei 40° bis 60° C. und mehrstündiger Digestion, ja schon durch anhaltendes Kochen mit Wasser oder Erhitzen mit Wasser unter stärkerem Druck. Die Bedeutung des Pepsinferments liegt also in der schnellen Erzielung derjenigen Wirkung, die ohne das Enzym vieler Stunden zu ihrem Zustandekommen bedarf. Indem die Albumosen, ebenso wie Eiweiß selbst, Salzsäure binden, und somit dem Pepsin entziehen, kann bei Anhäufung der Albumosen schließlich die Verdauung sistieren und erst durch entsprechenden HCl-Zusatz wieder in Gang kommen. Im lebenden Organismus geschieht dies wegen der stetigen Fortschaffung der Produkte, sei es in den Dünndarm, sei es in die Körpersäfte, wohl kaum.

Ueber die Wirkung des Pepsins im Verein mit freier Salzsäure ist man zu einer bestimmten Theorie nicht gelangt. Nur so viel ist sicher, daß die Salzsäure durch andere Säuren ersetzt werden kann, so durch Schwefel- und

Phosphorsäure von 0·5 pCt., durch Milchsäure von 1—2 pCt., durch Essig-, Oxal- und Weinsäure von 1—5 pCt. Nach Glaessner enthält der Pylorusteil ein bei saurer, neutraler wie alkalischer Reaktion eiweißverdauendes Enzym „Pseudopepsin“.

Milch wird durch Magensaft zum Gerinnen gebracht, das gelöste Nukleoalbumin (S. 14), das Kasein fällt im Magen gallertig aus. Man bedient sich in der Praxis der Käsebereitung mit Vorteil der Methode, in die Milch die Magenschleimhaut eines jungen Kalbes, sog. Kälberlab (weil es darin, wie im Magen des Lammes, am reichlichsten vorkommt) hineinzuhängen oder einige Tropfen des Extraktes der Schleimhaut mittelst Kochsalzlösung, „Labsaft“, hinzuzufügen. Daß es nicht die freie Säure des Magensaftes ist, welche das nur durch die Alkalisalze der Milch in Lösung gehaltene Kasein gerinnen macht, geht daraus hervor, daß nach Hammarsten auch vom sorgfältig neutralisierten Magensafte die Milch schnell zum Gerinnen gebracht wird. Dieser Vorgang ist ein fermentativer (er wird durch mittlere Temperaturen begünstigt, erfolgt kaum, wenn man Magensaft auf 60°, sicher nicht, wenn man ihn auf 100° erhitzt hat), und man spricht deshalb von einem Labferment „Chymosin“. 1 T. Enzym soll 400000 T. Kasein zum Gerinnen bringen; Anwesenheit von Kalksalzen, wie in der Milch, ebenso von verdünnter Säure, am besten Salzsäure, wie im Magensaft, beschleunigt die Labgerinnung merklich. Gekochte Milch gerinnt schwer, durch Erhitzen (zwecks Sterilisierung) veränderte Milch überhaupt nicht mit Lab. Das Lab-Enzym zeichnet sich durch seine große Empfindlichkeit schon gegen ganz verdünnte Alkalien aus, durch die es zerstört wird, sodaß es sich auch bei nachfolgender Neutralisierung unwirksam erweist. Die Wirkung des Labs bei der Gerinnung besteht nun darin, daß das gelöste Kasein in eine schwer lösliche Modifikation „Parakasein“ (Käsestoff) und in eine leicht lösliche albumoseähnliche Substanz (Molkeneiweiß) gespalten wird; das Parakasein fällt dann mit den in der Milch vorhandenen Kalksalzen als Kalkverbindung nieder, und bildet das Gerinnsel den Käse. Sind keine Kalksalze vorhanden, so wird das Kasein wohl unter Einwirkung des Labs in der erwähnten Weise gespalten, aber es tritt keine Gerinnung und keine Käsebildung ein. Zur Auflösung und Verdauung des Parakaseins bedarf es der vereinten Wirkung von Pepsin und freier Säure, also eines sauren Magensaftes; so entstehen Syntonin, Albumose: „Caseose“ genannt, Pepton, und dabei wird P-haltiges Pseudonuklein (S. 14) frei und weiterhin ein Teil des organisch gebundenen Phosphors als Orthophosphorsäure abgespalten. Das Chymosin wird erst nach der Geburt gebildet.

Leimgebende Substanz. Bindegewebe und Sehnen werden durch die verdünnte Säure des Magensaftes aufgelockert und zum Quellen gebracht; durch Salzsäure im Verein mit Pepsin werden sie allmählich gelöst. Ist das Binde- oder Sehnengewebe zuvor gekocht und enthält somit schon Leim, dann wirkt der Magensaft schneller. Der Leim verliert sein Gelatinierungsvermögen (S. 123),

sodaß er auch in der Kälte nicht mehr erstarrt. Da die hierbei gebildeten Stoffe die Peptonreaktion geben, spricht man von „Leimpeptonen“ als den Umwandlungsprodukten des Leims durch Magensaft; Vorstufen sind auch hier Albumosen ähnliche Substanzen, die man „Glutosen“ nennt. Da die leimgebenden Substanzen gerade die Zellen der Gewebe zusammenhalten, so ist ihre Auflösung, die nach einigen Angaben noch leichter als die des Eiweiß vor sich gehen soll, gerade für die Aufgabe des Magens, die genossene Nahrung in einen Brei zu verwandeln, von besonderer Bedeutung.

Keine Wirkung äußert natürlicher oder künstlicher Magensaft auf: Horngewebe (Epidermis, Nägel, Haare, Wolle), stärkere elastische Membranen und Cellulose. Mucin (S. 136) wird teils in peptonähnliche, teils in reduzierende Substanzen gespalten. Elastin kann nach Etzinger bei längerer Digestion mit Magensaft gelöst werden. Von dem in Form von Fettgewebe (Speck) eingeführten Fett werden durch den Magensaft die Wandungen der Fettzellen aufgelöst, sodaß nunmehr das aus den Zellen freigewordene Fett zu größeren Tropfen zusammenfließt. Emulgiertes Fett kann nach Volhard durch den Magensaft in wenigen Stunden in Fettsäure und Glyzerin gespalten werden. Das soll durch ein Enzym geschehen, Magenlipase, das vom Magenfundus abgesondert wird, und das an Wirksamkeit dem Steapsin (s. Pankreas) gleichkommt. Doch wird das Enzym durch Pepsin und Salzsäure zerstört; da es außerdem nur auf emulgierte Fette wirkt, und die Fette meist in nicht emulgierter Form genossen werden, so kann man die Wirkung des Magensaftes auf die Fette nur gering anschlagen. Die roten Blutkörperchen werden vom Magensaft zerstört, das Haemoglobin unter blauschwarzer Verfärbung in Haematin und Globin (S. 20) gespalten und letzteres weiterhin peptonisiert.

Einfach lösend wirkt Magensaft auf die in Wasser löslichen Kohlehydrate. Rohrzucker wird, wie durch $^1/_4$ proz. HCl bei Blutwärme, allmählich invertiert (S. 125), schneller durch den stärker sauren Magensaft des Hundes als des Menschen. Die Gummiarten können durch Behandlung mit Magensaft, ja selbst mit Magensalzsäure allein bei 40°, wie bei der Einwirkung verdünnter Säuren in der Wärme, umgewandelt werden, wobei ein reduzierender zuckerartiger Körper entsteht. Auch Stärkekleister wird durch die Säure des Magens in lösliche Stärke verwandelt, und diese kann durch saure Gärung unter dem Einfluß von Bakterien in Dextrin, Zucker und Milchsäure übergeführt werden. Der Hundemagensaft vermag nach Friedenthal Amylum zu verdauen und in lösliche Stärke, Dextrin und Spuren von Maltose zu verwandeln. Ferner löst der Magensaft Salze und vermöge seiner freien Säure phosphorsaure Erden. Kohlensaure Salze werden allmählich unter Entbindung von CO_2 zerlegt. So kann vom Magensaft die Knochenerde aufgelöst werden, die ein Gemenge von phosphorsauren und kohlensauren Erden (hauptsächlich Kalk, in geringer Menge Magnesia) mit Spuren von Fluorcalcium ist. Alsdann kann die leimgebende Substanz der Knochen dem Angriffe des Magensaftes unterliegen, insbesondere wenn sie durch Erhitzen mit Wasser in Leim übergeführt oder dieser Umwandlung näher gebracht ist.

Während im nüchternen Zustande nur eine dünne Schleimlage die Magenschleimhaut bedeckt, wird während der Verdauung die Schleimabscheidung gesteigert, am geringsten bei Fleischfressern, am stärksten bei Pflanzenfressern (Kaninchen, Meerschweinchen); Quelle dieser Schleimbildung ist ausschließlich das Oberflächenepithel, dessen eiweißreiches Protoplasma der schleimigen Umwandlung unterliegt (S. 138).

Die Bildung des Magensaftes zerfällt in zwei getrennte Akte, in die Zufuhr von Rohmaterial durch das Blut zu den Sekretionstätten, wofür die lebhafte Rötung der Magenschleimhaut mit Beginn der Sekretion spricht, und in die chemische Umwandlung eines Teiles desselben zu den spezifischen Magensaftbestandteilen durch die Drüsenzellen. Nach Heidenhain zeigen die Hauptzellen während der einzelnen Verdauungsperioden ein anderes Aussehen als im nüchternen Zustand. Beim hungernden Tiere überwiegen die körnigen Hauptzellen bei weitem über die Belegzellen an Zahl; sobald die Magenverdauung in Gang kommt, nehmen die Belegzellen an Menge zu und umgekehrt die Hauptzellen an Menge ab. In den Hauptzellen bilden sich beim hungernden Tiere reichlich kleine Körnchen, die bei der Sekretion abgegeben werden, daher die Zellen auf der Höhe der Verdauung heller werden. Auch in den Pylorusdrüsen, deren Epithel den Hauptzellen ähnlich ist, die aber keine Belegzellen enthalten, wird Pepsin bereitet. In die Belegzellen verlegt Heidenhain die Säurebildung. An mehreren Hunden gelang es ihm, bald den Fundusteil, bald den Pylorusteil vom Magen abzutrennen und als einen vom übrigen Magen isolirten Blindsack in die Bauchwunde einzuheilen (S. 145). Der Fundusblindsack sezernierte dann einen Pepsin und freie Säure (bis zu 0·5 pCt. HCl) enthaltenden Saft, der Pylorusblindsack einen zähen alkalischen Saft, der nach Zusatz von 0·1 proz. HCl Fibrin schnell verdaute, also pepsinhaltig ist. Da nun die Fundusdrüsen Haupt- und Belegzellen, die Pylorusdrüsen nur Hauptzellen enthalten, können nach Heidenhain die Hauptzellen nur Pepsinbildner, die Belegzellen nur Säurebildner sein. Nach Glaessner sind die Pylorusdrüsen an der Labsekretion unbeteiligt. Schon die Tatsache, daß aus dem alkalischen Blute ein saures Sekret gebildet wird, spricht für die spezifische Tätigkeit der Drüsenzellen. Brücke hat konstatiert, daß die saure Reaktion auf die Oberfläche der Labdrüsen beschränkt ist; der untere Abschnitt der Schleimhaut zeigt stets neutrale bis alkalische Reaktion. Es muß also die in den Drüsenzellen aus dem Kochsalz des Blutes, vielleicht durch Massenwirkung der Kohlensäure, gebildete Salzsäure in dem Maße, als sie entsteht, alsbald aus den Drüsen ausgestoßen werden. Nach Schiff, Grützner u. a. werden in den Drüsenzellen nur die Vorstufen der Fermente, das sog. Pepsinogen (Propepsin) und Labzymogen gebildet, die an sich unwirksam sind, und aus denen erst durch die Magensalzsäure die wirksamen Fermente abgespalten werden.

Warum verdaut sich der Magen nicht selbst, obwohl doch seine Substanz hauptsächlich aus Eiweiß- und Leimstoffen besteht? Man hat verschiedene Gründe dafür angeführt, die aber auch wieder bestritten worden sind. So sucht man mit Pavy und Virchow den Schutz gegen die Selbstverdauung darin, daß die Alkalescenz des ständig zuströmenden Blutes die Säure des Magensaftes abstumpfe und ihm so die Verdauungskraft raube; daher findet man auch nach Unterbindung oder nach Verstopfung einer der Magenarterien

eine Verdauung, eine „Erweichung“ des der Blutzirkulation entzogenen Bezirkes der Magenschleimhaut. Nach dem Tode, wo die Zufuhr alkalischer Säfte sistiert ist, tritt ebenfalls, begünstigt durch die hohe Temperatur, ergiebige Selbstverdauung der Magenwand ein, die nicht selten zur Berstung derselben und zur konsekutiven Anätzung der benachbarten Gebilde: Leber, Milz, selbst Zwerchfell durch den direkt austretenden oder nur diffundierenden sauren Mageninhalt führt. Indessen scheint die Hauptursache des Schutzes gegen die Selbstverdauung darin zu bestehen, daß die Verdauungsenzyme auf die lebenden Zellen des eignen Körpers keine Wirkung haben. Vielleicht hängt hiermit auch die neuerdings von Danilewsky und Weinland entdeckte Absonderung von Antipepsin in der Magenschleimhaut zusammen.

Ist der Magen für die Verdauung unentbehrlich? Nachdem ein Hund, dem Czerny (1876) den Magen operativ fast vollständig entfernt hatte, sodaß die Kardia ziemlich direkt in den Pylorus überging, 5 Jahre lang bei bestem Befinden geblieben war, stellten C. Ludwig und Ogata an Hunden, denen sie eine Pylorusfistel anlegten und die Nahrung direkt in das Duodenum einführten, fest, daß bei geeigneter Darreichung der Nahrung der Magen für die Verdauung nicht unumgänglich notwendig ist. Ergießen sich ja auch noch in den Darm, wie wir sehen werden, Verdauungsäfte, die zur Ueberführung des Eiweiß (und der Kohlehydrate und Fette) in eine für die Aufsaugung geeignete Form befähigt sind. Das Nämliche erhellt aus analogen Erfahrungen beim Menschen (Schlatter u. A.). Es ist bei Ausschaltung des Magens nur nötig, daß die Nahrung eine breiartige Beschaffenheit besitzt, und daß sie in kleinen Portionen und öfter dargereicht wird. Der Magen befähigt uns also, alle möglichen Nahrungsmittel von verschiedener Konsistenz zu uns zu nehmen und die Aufnahme auf wenige umfangreichere Mahlzeiten des Tages zu beschränken.

Neuerdings wird auch der durch HCl bedingten gärungswidrigen (antiseptischen) Wirkung des Magensaftes größere Bedeutung beigelegt. In der Tat wird schon durch 0·1 proz. HCl die Fäulnis von Fleisch u. a. verzögert und durch 0·3 proz. HCl verhindert. Dementsprechend findet man in der Norm, ungeachtet der mit der Nahrung in den Magen gelangenden zahlreichen Kleinlebewesen, nur wenig von abnormen Gärungserscheinungen, die bei Abnahme des HCl-Gehaltes in Krankheiten einen hohen Grad erreichen können (Milchsäure-, Buttersäure-, Essiggärung). Indes ist diese Fähigkeit des Magensaftes nur eine relative; fast jeder normale Mageninhalt enthält, besonders bei Kohlehydratnahrung etwas Milchsäure.

Kann das Speichelferment im Magen nachwirken? Bei den Omnivoren, die, wie der Mensch und der Affe, einen diastatisch wirksamen Speichel haben, kann man zwei Phasen der Magenverdauung unterscheiden: eine erste, jedenfalls nur kurz dauernde, während deren der abgeschluckte Speichel seine Wirkung auf das gequollene Amylum noch auszuüben vermag, und ein

zweites Stadium der Peptonisierung. Im Mittel einer Reihe von Bestimmungen an Magenfisteln oder am ausgepumpten Mageninhalte beim Menschen enthält der Magensaft 0·1 bis 0·3 pCt. HCl, und zwar nimmt, ähnlich wie beim Hunde, der Säuregrad mit der Dauer der Verdauung zu, sodaß er nach einer Stunde fast 3 mal so groß ist, als einige Zeit nach Beginn der Sekretion, wo die Säure z. T. durch das Alkali des abgescкluckten Speichels neutralisiert, z. T. vom Eiweiß und Speichelmucin gebunden wird. Gelangt im Verlaufe der Verdauung der Säuregrad des Magensaftes auf eine solche Höhe, daß, nach Bindung des Alkalis und der Eiweißaffinitäten, freie HCl zu etwa $^1/_2$ per Mille vorhanden ist, was beim Menschen in der Regel schon $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme der Fall ist, so findet eine weitere Einwirkung der Speicheldiastase auf gequollene Stärke nicht mehr statt. Deswegen bleiben aber die Kohlehydrate, wie schon erwähnt, im Magen nicht unverändert. Bei reiner Fleischnahrung findet sich beim gesunden Menschen im Mageninhalte nur Salzsäure, bei gemischter Kost neben Salzsäure auch Milchsäure und flüchtige Säuren (Essigsäure, Buttersäure) in Spuren.

Verdauungsvorgänge und Bewegungen des Magens des Menschen und der Karnivoren. Sind die abgeschluckten Bissen in den Magen gelangt, so beginnt alsbald der im nüchternen Zustande träge Magen sich infolge des Reizes seitens der Speiseteile und wohl auch des sauren Magensaftes zu bewegen. Nach Untersuchungen am Menschen mit Hülfe der Röntgenstrahlen treten zuerst kleine Kontraktionen in der Mitte des Magens auf, die nach dem Pylorus langsam ablaufen. Weiterhin verlängert sich das Antrum pylori, und die Kontraktionen werden stärker. Sie folgen sich in regelmäßigen Intervallen von etwa 10 Sek., sodaß zugleich mehrere Kontraktionsringe nach dem Pylorus fortschreiten. Da der Pylorusteil eine viel kräftiger entwickelte Muskulatur besitzt (S. 143), kann durch seine Kontraktion ein 3—4 mal so starker Druck auf den Mageninhalt erzeugt werden, als im Fundusteil, wo er knapp $^1/_{20}$ Atmosphäre beträgt, sodaß also im Antrum pylori ganz besonders die mechanischen Funktionen der Magenverdauung, die Durchmischung und Austreibung Platz greifen. Bei Nahrungsaufnahme strebt der an der Kardia und an der Leberpforte fixierte Magen des Hundes sich nach allen Richtungen hin auszudehnen, kann dies aber wegen des Widerstandes der Leber und der Rippen mit Erfolg nur becken- und ventralwärts tun; es kommt infolge dessen wohl zu einer Verschiebung seiner Flächen und Kurvaturen, ohne daß aber, wie Baum ausführt, von einer eigentlichen Drehung des Magens, die man früher annahm, die Rede sein könnte. Die Kontraktionen der Magenmuskulatur haben zur Folge, daß der Mageninhalt von der Kardia längs der großen Kurvatur zum verschlossenen Pylorus und von dort entlang der kleinen Kurvatur rotierend fortbewegt wird und gleichzeitig eine möglichst ausgiebige Durchmischung des Speisebreies stattfindet, indem

successive andere Speiseteile mit der vom Magensafte bespülten Oberfläche in Berührung kommen. Dies findet besonders im Fundus statt, sodaß hier wesentlich der chemische Faktor der Magenverdauung eingreift. Unter der Einwirkung des Magensaftes werden nun die Speiseteile von der Oberfläche her allmählich verflüssigt, ihr Eiweiß in Acidalbuminat, Albumosen und Peptone, ihr Bindegewebe in Leimpepton übergeführt u. s. w. Die Magenverdauung beginnt alsbald nach dem Eintritt der Speisen in den Magen, erreicht um die 2. Stunde danach ihr Maximum und nimmt weiterhin ab. Von Zeit zu Zeit öffnet sich der Pylorus vorübergehend, um einen Teil vom Mageninhalte in den Dünndarm übertreten zu lassen. Je leerer das Duodenum, der an den Magen sich zunächst anschließende Teil des Dünndarms ist, um so ausgiebiger werden diese Eröffnungen des Pylorusteiles, während umgekehrt Füllung des Duodenums, nach Pawlow Berührung der Duodenalschleimhaut mit Säuren und Fett (Fettsäure) reflektorisch (echter Chemoreflex) die Magenentleerung verzögert resp. hemmt. Bei einem Knaben mit Magenfistel beobachtete H. Quinke eine ziemlich große Beweglichkeit des Pylorus; bei stärkerer Magenfüllung erschien er weiter und seine Bewegungen häufiger. Bei einer Frau, die in Folge einer Verletzung eine Fistel des Zwölffingerdarms hatte, sah Busch die ersten Anteile der Nahrung schon nach 15 bis 30 Minuten zur Fistelöffnung austreten; in einem analogen Falle von Kühne erfolgte schon 10 Minuten nach der Mahlzeit der Austritt ungeronnener, aber noch gerinnbarer Milch und kleiner Fleichstückchen. Der Rest unterliegt weiter der Einwirkung des Magensaftes, bis dann schließlich 2 bis 6 Stunden nach der Mahlzeit eine mächtige Entleerung in den Dünndarm erfolgt. Dieser erweichte oder verflüssigte Brei, der immerhin noch feste Teile enthält, nämlich von denjenigen Substanzen herrührend, welche vom Magensafte wenig oder schlecht angegriffen werden, so das ungekochte Bindegewebe, das Gewebe der Sehnen und Gefäße u. a. oder selbst Reste von Fleischstücken, die noch nicht gelöst sind, heißt: Chymus und der Prozeß der Verflüssigung im Magen: Chymification.

Ueber die Verweildauer der Speisen im Magen wird nach Beobachtungen an Magenfisteln beim Menschen (Beaumont, Richet u. A.) angegeben, daß bei mäßigen Mengen des Genossenen gekochter Reis schon nach 1, rohe Eier und Forellen nach $1^1/_2$, gekochte Milch und gebratenes Fleisch nach 2, rohe Milch und geröstete Kartoffeln nach $2^1/_4$ bis $2^1/_2$, weich gekochte Eier und Nudeln mit Fett nach 3, hart gekochte Eier nach 4 bis 5 Stunden den Magen verlassen. Werden nur Flüssigkeiten aufgenommen, so kann nach v. Mering der Pylorus sich innerhalb 10 Minuten öffnen und innerhalb 20 Minuten schon der ganze Magen sich vollständig entleeren.

Untersucht man den Mageninhalt nach Fleischfütterung mikroskopisch, so sieht man das zwischen den Muskelfasern befindliche Bindegewebe unter der Einwirkung der Salzsäure aufgequollen; die Muskelfaser zerfällt der Quere nach in die Muskelscheiben, Bowman's discs. Das Fett des Fleisches schwimmt nach Auflösung der dasselbe umschliessenden Zellwandungen in

größeren Tropfen auf dem flüssigen Mageninhalte. Wird Fleisch küchengerecht behandelt, gekocht oder gebraten, sodaß dadurch das Bindegewebe gelockert und in Leim übergeführt wird, so erfolgt die Auflösung durch den Magensaft schneller, am schnellsten, wofern es weich gebraten ist. Um rohes Fleisch verdaulich zu machen, muß man es in möglichst großer Oberfläche dem Magensafte darbieten, d. h. fein zerteilt als gehacktes oder gewiegtes Fleisch. — Im Mageninhalte auch gesunder Menschen und Tiere findet sich häufig ein unschädlicher pflanzlicher Parasit, die Sarcina ventriculi, zuerst von Goodsir gefunden, aus kubischen Zellen bestehend, zumeist in Haufen von 8, 16, u. s. f., die regelmäßig in Päckchen neben-, über- und untereinander angeordnet sind.

Wird ein Karnivore mit Milch gefüttert, so gerinnt zunächst das Kasein gallertig, um dann allmählich peptonisiert zu werden. Die vom Gerinnsel eingeschlossenen Fettkügelchen fließen nunmehr zu großen Fetttropfen zusammen. Gibt man einem Hunde Knochen, so sieht man, wenn diese zerbissen oder zerkaut worden sind, kleine Knochenstückchen zum Teil erweicht im Mageninhalte. Durch die Säure wird die erdige Grundlage des Knochens von der Oberfläche her angegriffen und der freigelegte Knochenknorpel langsam gelöst; die Knochenstücke erscheinen daher an der Oberfläche wie zernagt, „angedaut“.

Magengase. Außer dem teils breiigen, teils flüssigen Inhalte finden sich im Magen konstant geringe Mengen von Gasen, von der mit dem Speichel verschluckten Luft und von der durch die Magensäure aus dem Speichel ausgetriebenen Kohlensäure herrührend, manchmal durch die mit Gasentwickelung verbundene Gärung der Speisen im Magen zum Teil verändert. Nach Fleischkost fand Planer im Hundemagen: 67 $^0/_0$ Stickstoff, 6 $^0/_0$ Sauerstoff und 27 $^0/_0$ Kohlensäure, nach längerer Fütterung mit Hülsenfrüchten nur Spuren von Sauerstoff. Die freie Säure des Magensaftes hemmt die mit Entwickelung von Wasserstoff verbundene Buttersäuregärung der Kohlehydrate, die jedesmal zustande kommt, sobald es an freier Säure fehlt (S. 151).

Unter den Omnivoren ist das Schwein dadurch bemerkenswert, daß sein Magen aus zwei ungleich großen Abteilungen (der rechte und der linke Sack) besteht. An der Schlundöffnung findet sich eine Schleimhautduplikatur in Form einer halbmondförmigen Klappe, die etwa ein Drittel des Lumens verschliesst. Die Schlundpartie (regio oesophagea) zeigt rein kutanen Charakter: einen Papillarkörper und geschichtetes Plattenepithel. Der an der Kardia befindliche linke Blindsack (primärer Kardiasack) hat noch einen kleinen rundlichen Anhang (sekundärer Kardiasack); nur die Schlundpartie (regio oesophagea) ist von Drüsen frei. Im rechten Sack liegen, nach Ellenberger, die eigentlichen Fundusdrüsen, deren Lumen stets von Hauptzellen begrenzt ist, während die Belegzellen außerhalb jener liegen, sodaß dadurch der Drüsenschlauch mit mehr oder weniger kugligen Ausbuchtungen versehen ist, die mit enger Oeffnung in das Hauptrohr einmünden; die Pylorusdrüsen enthalten nur Hauptzellen. Am reichsten an Säure, Ferment und Mucin ist die eigentliche Belegzellenregion.

Der Magen der Einhufer (Pferd, Esel) nimmt unter allen Herbivoren eine Ausnahmestellung ein. Während der Magen eines kleinen Hundes 1 bis

2 Liter, der eines sehr großen Hundes 4—6 Liter und darüber fassen kann, finden wir beim Pferde, obwohl einem der größten Pflanzenfresser, einen einfachen Magen, der nur zwischen 10 und 18 Liter Inhalt faßt. Der wirkliche Drüsenmagen beim Pferde besteht nur aus der rechten Magenhälfte. Die linke Magenhälfte, der Schlundsack, hat keine Drüsen, sondern nur derbe Zotten, die von geschichtetem Pflasterepithel überzogen sind, daher dieser Teil des Magens ein weißes sehnig glänzendes Aussehen, wie die innere Fläche der Speiseröhre, hat. Die linke Magenhälfte beim Pferde ist gewissermaßen ein Vormagen, die rechte der eigentliche, d. h. Pepsin und Säure sezernierende Labmagen. Die Säure besteht nach Ellenberger und Hofmeister hauptsächlich aus Salzsäure (0·05—0·2 pCt.) und Spuren von Milchsäure. So lange der Säuregehalt 0·07 pCt. nicht überschreitet, kann die Speicheldiastase, im Verein mit dem von jenen Autoren in Körnerfrüchten (Hafer) gefundenen diastatischen Fermente, ihre Nachwirkung üben, sodaß günstigen Falls $^2/_5$ der eingeführten Stärke in Zucker umgesetzt werden. Erst dann beginnt die Pepsinverdauung und erreicht nach 3—6 Stunden ihren Höhepunkt. Ferner besteht ein Unterschied zwischen den Karnivoren und den Einhufern in bezug auf die Insertion der Speiseröhre und den Abgang des Pylorus. Beim Pferde liegen beide dicht nebeneinander etwa in der Mitte des Magens. Auch ist der Pylorus des Pferdes nur locker geschlossen, die peristaltischen Bewegungen des Magens führen von Zeit zu Zeit einen Teil des Inhaltes heraus; nach 6—14 Stunden wird der gesamte Mageninhalt ausgestoßen.

Wegen seiner geringen Kapazität kann der Magen des Pferdes das ganze Futter einer Mahlzeit nicht fassen. $2\,^1/_2$ kg Heu, die Menge, die in der Regel als eine Ration gefüttert wird, werden in der Maulhöhle mit dem Vierfachen (S. 138), also mit 10 kg Speichel versetzt. Das Volumen beider füllt schon, ohne daß Tränkwasser gereicht wird, den Magen des Pferdes mehr als aus; es muß also schon während der Mahlzeit der zuerst in den Magen hinuntergelangte Futteranteil von dem zuletzt nachrückenden Futter nach dem Dünndarm verdrängt werden. Es hat deshalb die Darreichung eines konzentrierten Futtermittels, wie Hafer, den Vorteil, daß, da das Volumen einer Futterration geringer ist (1 kg) und auch nur die gleiche Speichelmenge hinzugegeben wird, der Speisebrei längere Zeit im Magen verweilen und einer tiefer greifenden Einwirkung seitens des Magensaftes unterliegen kann.

Bei den kleinen Herbivoren, Kaninchen und Meerschweinchen, sind die Magenbewegungen so träge, daß der Inhalt sehr lange Zeit im Magen stagniert. Ferner geht bei sämtlichen Herbivoren, insbesondere auch beim Pferde, die Speiseröhre scharf abgeschnitten in den Magen über und gerade der kardiale Teil ist durch seinen Sphinkter fest geschlossen. Dagegen geht der Magen trichterförmig in den Pylorus über, der ziemlich dicht neben der Kardia liegt. Bei den Karnivoren geht dagegen die Speiseröhre mit einer allmählichen Erweiterung in den Magen über, sodaß, von der Magenhöhle aus betrachtet, die Speiseröhre einen Trichter bildet. Der kardiale Sphinkter schließt nur locker, der von der Kardia weit entfernte Pylorus dagegen geht ziemlich scharf abgeschnitten in das Duodenum über, der Sphinkter pylori schließt außerordentlich fest. Im Zusammenhang mit diesen Verschiedenheiten am Kardia- und Pylorusteile steht es, daß die Herbivoren, z. B. die

Einhufer (Pferd, Esel) außerordentlich schwer, die Nagetiere (Kaninchen, Hase, Meerschweinchen, Maus) überhaupt nicht erbrechen, während die Karnivoren leicht und der Mensch ziemlich leicht erbricht.

Als Erbrechen bezeichnet man diejenige abnorme Bewegung des Magens, durch die dessen Inhalt unter Eröffnung der Kardia in die Speiseröhre hinaufgeworfen und von dort nach außen entleert wird. Brechbewegungen können auf verschiedene Weise veranlaßt werden; durch Ueberfüllung des Magens, durch Reizung der Schleimhaut des Darmtraktus im ganzen Verlauf von der Mundhöhle bis zum Dickdarm, durch Reizung des Tractus urogenitalis, vom Gehirn aus (es sind dies sämtlich Einflüsse, die vom Centralnervensystem aus wirken, wie wir später erkennen werden), endlich durch Einführung gewisser Stoffe in den Magen oder ins Blut, die wegen dieser ihrer Wirkung „Brechmittel" genannt werden, so Brechweinstein, Brechwurzel, Kupfer- und Zinksulfat u. a. m. Das Erbrechen kommt dadurch zu stande, daß durch die Wirkung der Bauchpresse, d. h. die gemeinschaftliche und gleichzeitige energische Zusammenziehung des Zwerchfells und der Bauchmuskeln (S. 111), der Inhalt der Bauchhöhle zusammengedrückt wird. Ferner zieht sich der Magen selbst zusammen, wodurch einmal der Druck auf den Inhalt verstärkt, sodann, was besonders wichtig, der Pylorus fest verschlossen wird; ausserdem wird, nach Schiff, durch Contraktion der Längsfasern die Kardia aktiv erweitert. Die Beteiligung der Magenmuskulatur beim Erbrechen ergibt die Betastung des Magens eines erbrechenden Hundes mittels des durch eine angelegte Oeffnung der Bauchwand eingeführten Fingers, ferner die Erfahrung, daß nach Durchschneiden der Nerven, die zu der Magenmuskulatur treten, der Nn. vagi, Erbrechen nur unvollkommen erfolgt.

Beim Pferde liegen nun Pylorus und Kardia resp. Oesophagus so dicht bei einander, daß der Druck seitens der Bauchpresse und der Magenwand auf beide gleich wirkt. Da nun der Pylorus nur locker, der Kardiateil aber vermöge der eigentümlichen Sphinkterbildung (S. 154), sowie der bei der Kontraktion des Magens sich daselbst bildenden Schleimhautduplikatur sehr fest geschlossen ist, da endlich der Magen der Bauchwand nicht anliegt, so wird der Druck auf den Mageninhalt zur Folge haben, daß derselbe durch den Pylorus in das Duodenum hineingepresst und so eine Entleerung von Darminhalt resp. Kot, eine Dejektion bewirkt wird, dagegen keine Entleerung nach oben, kein Erbrechen. Die angeführten Momente machen es auch begreiflich, daß beim Pferde Erbrechen möglich wird, sobald eine Ruptur der Magenmuskularis eingetreten ist.

Bei den Karnivoren dagegen und beim Menschen, bei denen der Magen trichterförmig in die Kardia übergeht, der Kardialteil nur locker, der von der Kardia entfernte Pylorus fest verschlossen ist, muß der allseitige Druck der Bauchpresse eine Entleerung des Mageninhalts nach oben, Erbrechen, und da der Darminhalt infolge des Verschlusses am Pylorus nicht nach oben ausweichen kann, auch meist eine Entleerung nach unten, eine Dejektion zur Folge haben. Je größer der Blindsack des Magens ist, um so schwerer wird dessen

Inhalt durch Erbrechen entleert; deshalb erbrechen kleine Kinder, an deren Magen kaum noch ein Fundus entwickelt ist, viel leichter, als Erwachsene. Ist unter der Wirkung der Bauchpresse, „des Brechstosses", ein Teil des Mageninhaltes durch die geöffnete Kardia in die Speiseröhre hineingeworfen, so kontrahiert sich diese gleichzeitig in ihrer ganzen Länge, so daß der Mageninhalt im kräftigen Strahl zur Mundhöhle herausgeschleudert wird. In der Zwischenzeit kontrahieren sich die Gaumenbögen und das Gaumensegel (Passavantscher Wulst) und schließen den Zugang zu den Choanen ab, der Kehldeckel legt sich auf den Kehlkopf, die Stimmritze wird geschlossen, es erfolgen also dieselben Bewegungen, wie beim Schling- und Schluckakte (S. 140), nur in umgekehrter Reihenfolge. Dem Brechstoß schließen sich zumeist wellenförmige „antiperistaltische" Zusammenziehungen der Speiseröhre an.

Erst wenn man beim Pferde die Kardia und beide Spiraltouren der Speiseröhrenmuskulatur (S. 142) durchschnitten und damit den Verschluß der Kardia aufgehoben hat, tritt Erbrechen ein, aber zugleich mit Entleerung durch den stets locker geschlossenen Pylorus. Kommt es daher beim Pferde zum Erbrechen, so ist der vereinigte Druck der Bauchpresse und der Magenmuskulatur meist so heftig, daß der Magen zerreißt.

Als die verwickelteste Magenanlage stellt sich der **Magen der Wiederkäuer**: Rind, Kalb, Hammel, Schaf, Ziege, Lama, Hirsch, Reh, Gemse, Elentiere, Kamel, Dromedar, Giraffe, Antilope u. a. dar. Der Wiederkäuermagen, das grösste Organ des Körpers, besteht aus 4 gesonderten, aber mit einander in Verbindung stehenden Teilen: der Pansen (rumen), die Haube oder der Netzmagen (reticulum), der Psalter (omasus) und der Labmagen (abomasus). Nur der letztere besitzt Drüsen, ist also dem Drüsenmagen der Karnivoren, Omnivoren und der Einhufer vergleichbar.

Der Pansen ist die geräumigste Abteilung; beim Rinde soll er rund 100 Liter fassen; beim Schafe hat er nach Ellenberger eine Kapazität von nur 4 Liter.

Der Pansen steht durch eine große, weite Oeffnung mit dem zweiten Magen, der Haube, in Verbindung. Die Kapazität der Haube ist selbst beim Rinde nur auf 2 Liter zu veranschlagen und beträgt beim Schafe nur $^1/_5$ Liter. Ihre Muskulatur ist mächtiger, als die des Pansens; es finden sich hier auch rote quergestreifte Muskelfasern.

Die Haube hat drei Oeffnungen: eine große gegen den Pansen, eine zweite enge Oeffnung führt in den Psalter. Letztere, an der sich auch ein Sphinkter findet, ist verengt durch zottige Gebilde, große, mit breiter Basis aufsitzende hornige Papillen, die gewissermaßen ein Gitterwerk vorstellen für das, was von der Haube in den Psalter eintreten soll. Die dritte Oeffnung ist eine zweite Einmündung der Speiseröhre, die gleichzeitig in die am oberen Ende des Pansens zu seiner Rechten gelegene Haube mündet. Der Psalter bleibt in seiner Kapazität erheblich hinter dem Pansen zurück, hat auch eine dünnere Wandung als dieser. Die eine enge Oeffnung des Psalters führt zur Haube, die zweite in den Labmagen.

Im Labmagen findet sich in seiner ganzen Ausdehnung eine sammetartige feuchte Schleimhaut, welche die Drüsen, sog. Schleim- und Labdrüsen, dicht gedrängt trägt und mit Zylinderepithel ausgekleidet ist.

Die Schleimhaut des Pansens besteht aus einer sehr dicken elastischen Bindegewebsgrundlage mit groben derben Papillen von 3—9 mm Höhe, überzogen von einem stark geschichteten Pflasterepithel, sodaß sie so gut wie verhornt ist. Am vorderen und hinteren Pfeiler findet sich eine beträchtliche Verdickung der glatten Muskeln. Die Pfeiler springen auch ins Lumen vor und scheiden dadurch den Sack des Pansens in eine rechte und linke Hälfte.

Beim Rinde verläuft die rote Muskulatur durch die ganze Speiseröhre und strahlt von da auf die Haubenwand aus; die Haube kann sich daher kräftiger und schneller zusammenziehen als der Pansen. Die bindegewebige Grundlage der Haubenschleimhaut ist ebenso derb, wie die des Pansens, auf ihrer Oberfläche trägt sie $1—1^1/_2$ cm hohe Falten, die, miteinander kommunizierend, polyedrische Räume, mehrere Hunderte von Zellräumen, gleichsam Taschen bilden; diese stellen, da ihre Scheidewände Muskelfasern enthalten, kontraktile Räume dar. Papillen, aber viel feiner und kleiner, als im Pansen, stehen hier recht dicht, ebenso ist das Epithel geschichtetes Pflasterepithel, nur weniger derb als im Pansen.

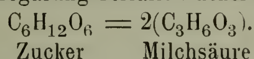
Die Schleimhaut des Psalters trägt dünne Duplikaturen, die ins Lumen weit hervorragen, die sog. Blätter; sie ist drüsenfrei, mit kleinen knopfförmigen Papillen besetzt und mit einem geschichteten Pflasterepithel überzogen. Nach Ellenberger enthält die Psalterwand eine aus glatten Muskelfasern bestehende starke Längs- und Kreisfaserschicht. Die letztere setzt sich in die Blätter fort, die Zentralmuskulatur derselben bildend, die Seitenmuskulatur der Blätter wird von Fortsetzungen der Muscularis mucosae hergestellt. Beim Kamel sind die Blätter eben nur als kleine Längsfalten angedeutet.

Das untere Ende der Speiseröhre mündet direkt in den Pansen, seitlich tritt aber von ihr eine Hohlrinne ab, die Schlundrinne, vergleichbar einer ihrer ganzen Länge nach aufgeschlitzten Röhre, sodaß dadurch zwei Lippen gebildet werden. Die Schlundrinne läuft vertikal von oben nach unten an der rechten Wand der Haube; sie ist daher, wie Ellenberger ausführt, nicht nach unten offen. Von der Einmündung der Schlundrinne in den Psalter bis zur nahen Psalterlabmagenöffnung verläuft eine seichtere Rinne. Beim Schaf und Rind führt sie in ihrem Verlaufe eine Drehung von 180^0 aus; anfangs ist sie nach hinten offen, am Ende vor der Psaltermündung ist sie nach vorn offen; so wird die anfangs linke Lippe zur rechten, die rechte zur linken und die Rinne nach vorn offen. Flüssigkeiten und dünnbreiiges Futter werden durch die Rinne direkt in den 3. und 4. Magen geleitet, sodaß diese dem Akte des Wiederkauens entgehen. Die festen, zerkauten und eingespeichelten Futtermassen werden, sobald sie eine gewisse Konsistenz besitzen, vermöge der Schwere durch die gerade absteigende Speiseröhre in den Pansen hinuntergleiten. Je zäher die breiige Flüssigkeit ist, welche die Schlundrinne hinuntergleitet, desto größer ist die Adhäsion und desto größer die Menge, die bis zur Psalterhaubenöffnung und durch die seichtere Fortsetzung, die Psalterrinne, bis zum Labmagen gelangen kann. Das Dromedar und Lama haben nur eine Lippe in der Schlundrinne, beim Kamel ist eine Lippe erheblich schwächer als die andere. Die festen Futtermassen dagegen fallen ohne weiteres durch die Speiseröhre in den Pansen.

Verdauung im Pansen. Das Rind speichelt beim Wiederkauen viel reichlicher als beim Kauen. Es nimmt pro Tag etwa 15 kg Heu auf und gibt

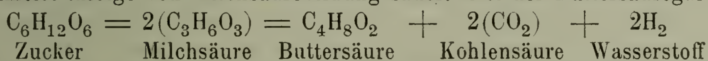
dazu das Vierfache (S. 138), also 60 kg Speichel, außerdem braucht es 15 bis 25 Liter Trinkwasser, sodaß ziemlich 100 kg pro Tag in seinen Magen gelangen. Diese kann in der Regel der Pansen allein fassen. Im Pansen findet man alkalische, neutrale oder schwach saure Reaktion des Inhaltes; die Alkalescenz des verschluckten Speichels kann einmal durch das Pflanzenfutter, dessen wässriger Auszug meist neutral bis schwach sauer reagiert, sodann durch alsbald zu besprechende Gärungsprozesse, die mit Bildung von Säuren einhergehen, überboten werden. Je mehr sich die Futtermassen mit Wasser imbibieren, desto mehr sinken sie im Pansen herunter, darüber sammelt sich der flüssige Inhalt an und kann, sobald er bis in das Niveau der Psalterhaubenöffnung gelangt, in die Haube überfließen. Am Pansen sieht man stets wurmförmige Bewegungen ablaufen, besonders mächtig da, wo die Pfeiler sich befinden; dadurch wird der gesamte Inhalt möglichst durcheinander gerührt.

Durch den reichlichen Wassergehalt und die hohe Temperatur begünstigt, unterliegen die Futtermassen im Pansen zunächst der Mazeration, sie werden durchweicht, gelockert und diejenigen Stoffe extrahiert, welche durch Wasser in Lösung übergeführt werden. Bei denjenigen Wiederkäuern, die, wie Rind und Schaf, einen diastatisch wirksamen Speichel haben, kann auch eine Umwandlung der Stärke in Zucker erfolgen. Nun werden aber mit den Futterstoffen reichlich kleinste Organismen aus der Luft eingeführt, Hefezellen, Fäulniskeime etc., die im Pansen den geeigneten Boden zur Anregung der ihnen spezifischen Fermentationen und chemischen Umsetzungen finden. In der Tat trifft man im Pansen eine große Zahl von Fäulnisorganismen und Infusorien an, die sich nur im Pansen aufhalten. Von fermentativen Prozessen begegnet man im Pansen der Alkoholgärung, der das Dextrin und der Zucker unterliegt (S. 130), ferner die Milchsäure- und Buttersäuregärung der Kohlehydrate. Bei der Milchsäuregärung zerfällt Zucker glatt in Milchsäure



$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Milchsäure}}{2(C_3H_6O_3)}.$$

Daher findet man die Reaktion des Panseninhaltes nur selten alkalisch bis neutral, zumeist infolge von Milchsäurebildung sauer. Bei der Buttersäuregärung



$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Milchsäure}}{2(C_3H_6O_3)} = \underset{\text{Buttersäure}}{C_4H_8O_2} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2(CO_2)} + \underset{\text{Wasserstoff}}{2H_2}$$

entbindet sich daneben Kohlensäure- und Wasserstoffgas. Ferner kommt es im Psalter zu einer mäßigen Eiweißfäulnis, die sich durch Bildung von Schwefelwasserstoff und nach Tappeiner durch Bildung von Phenol kundgibt. Nach demselben Autor besteht fast $^1/_3$ der Gase des Pansens aus Grubengas (CH_4), der Cellulosegärung entstammend. Entsprechend diesen kräftigen Umsetzungen herrscht im Pansen eine hohe Temperatur, die 40° C. erreichen kann.

Der Zusammenhang von Pansen und Haube durch eine faustgroße Oeffnung ermöglicht einen Austausch ihres Inhaltes gegen einander. In der Haube findet man nur Flüssigkeit und ganz breiige Massen, die Haube ist also gewissermaßen ein Reservoir für Flüssigkeit. Die aus dem Pansen übergeflossene Flüssigkeit wird, da die Haube außerordentlich kontraktil ist, bei der nächsten Zusammenziehung der Haube wieder in den Pansen zurückgeworfen.

Rejektion und Wiederkauen. Von Zeit zu Zeit, 20—70 Minuten nach Beendigung der Futteraufnahme, wird ein Teil des Mageninhaltes beim Wiederkäuer in die Maulhöhle zurückgeführt: dieser Vorgang heißt Rejektion.

Wie beim Brechakte (S. 156), wirken Zwerchfell, Bauchmuskeln, sowie die Muskulatur des Pansens und der Haube zusammen. Vor jedem Aufsteigen eines Bissens beobachtet man ein tiefes Einatmen, dem ein kurzes Anhalten des Atems folgt; darauf tritt eine kräftige Kontraktion (Einziehung) der Bauchmuskeln ein, und man bemerkt gleichzeitig, während das Tier Hals und Kopf leicht streckt, an der linken Halsseite das Aufwärtssteigen des Bissens und den Beginn der Kaubewegungen. Die Tatsache, daß beim Wiederkäuer nur ein Bissen (Rejektionsbissen) in den Schlund gelangt, während beim Erbrechen große Massen ausgeworfen werden, findet darin ihre Erklärung, daß der Kardialtrichter, durch die in denselben eingetretenen Speisemassen gereizt, einen Teil des vorgeschobenen Panseninhaltes abkneift, während das übrige in den weiterhin erschlaffenden Pansen zurückfällt. Bei der Rejektion spielt die Schlundrinne keine Rolle, man kann sie am lebenden Tiere von einer Oeffnung der Bauchwand aus zunähen, die Rejektion findet gleichwohl statt. Sobald der Mageninhalt in die Speiseröhre übergeführt ist, wird er durch antiperistaltische Bewegung der Speiseröhrenmuskeln in die Maulhöhle hinaufgeworfen. Ebenso wie beim Brechakte wird durch Zusammenziehung der Muskeln des Zäpfchens und der Gaumenbögen dem Bissen die Passage nach den Choanen und durch den Kehldeckel- resp. Stimmritzenschluß nach dem Kehlkopfe verlegt. Das Hinaufwerfen in die Maulhöhle erfolgt mit solcher Geschwindigkeit und Kraft, daß bei gewaltsam geöffnetem Maul des Tieres der Bissen zum Maul hinausfliegt. Colin hat festgestellt, daß jeder einzelne rejizierte Bissen 100—120 g wiegt, und zwar besteht er zumeist aus Flüssigkeit mit darin aufgeschwemmten festen Teilen. Bei geschlossenem Maul gelangt der Bissen gleich zwischen die Mahlzähne, das Tier fängt zu kauen an „wiederkauen". Der überschüssige flüssige Anteil des Bissens gleitet wieder in die Speiseröhre hinunter, daher man an der linken Halsseite auf jede antiperistaltische Welle eine peristaltische Welle folgen sieht.

Beim Wiederkauen wird außerordentlich fein gekaut, und dazu erfolgt eine reichliche Einspeichelung, wobei in erster Linie die Parotiden beteiligt sind. Gekaut wird verhältnismäßig lange und zwar ein jeder Bissen in etwa 50 Sekunden, noch länger, wenn der Bissen trockner ist. Das Kauen geht einseitig vor sich, wobei die kauende Seite häufig gewechselt wird. Alsdann wird wieder durch löffelförmiges Anlegen der Zunge gegen den harten Gaumen ein Bissen formiert, der in den Magen befördert wird, so wie es beim Schlingakte beschrieben worden ist (S. 140). So gelangt der wiedergekaute Bissen in den Pansen zurück. Je breiiger er ist, ein desto größerer Teil gelangt in die Schlundrinne.

Durch die enge Hauben-Psalteröffnung gelangen teils breiige, teils mit gröberen Stücken durchsetzte Massen in den Psalter, dagegen aus der Schlundrinne nur Flüssiges und Dünnbreiiges. Nun liegen aber die Psalter-Hauben- und die Psalter-Labmagenöffnung dicht aneinander; zwischen beiden befindet sich die seichte Fortsetzung der Schlundrinne. In dieser kann Flüssiges und Dünnbreiiges weiter bis in den Labmagen laufen. Die von gröberen Partikeln durchsetzten Futtermassen, welche von den beiden Vormägen kommen, werden durch die Blattmuskulatur (S. 156), den muskulösen Anfangs- und Randwulst und die starken, vorn spitzen, hinten knopfförmigen Warzen in die Kammern zwischen den Blättern geschafft. In diesen wird das Futter mechanisch zer-

kleinert und verliert Wasser, das nach unten abtropft. Indes ist der flüssige Inhalt des Psalters nie beträchtlich; er beträgt beim Schaf nur etwa 60 ccm. Vermöge seiner kräftigen, sich in die Blätter fortsetzenden Muskulatur ist der Psalter ein Zerkleinerungs- oder Zermalmungsapparat; durch die Kontraktionen der Psalterwand, die sich auf die Blätter fortsetzen, werden die zwischen diesen gelegenen Futterkuchen ausgepreßt. In den Labmagen tritt der Psalterinhalt in zwei Portionen über; was die Rinne entlang kommt, ist flüssig oder dünnbreiig; was aus den Kammerräumen übertritt, ist eher trocken, enthält nur 60—70 pCt. Wasser und reagiert in der Regel neutral oder schwach sauer (Milchsäure).

Im außerordentlich dicht mit Drüsen besetzten Labmagen der Wiederkäuer erfolgen dieselben chemischen Umsetzungen, wie im Magen der Karni-, Omni- und Herbivoren und im eigentlichen Labmagen der Einhufer: die Eiweißstoffe werden in Albumosen und Peptone übergeführt. Die Labmagenfläche des Rindes übertrifft die des Pferdes um das Vierfache, der hier sezernierte Saft ist reich an Pepsin und an freier Säure, und zwar nach Bidder und Schmidt (Magensaft des Schafes) zumeist Milchsäure und nur wenig Salzsäure (nach Ellenberger und Hofmeister 0·05—0·12 pCt.), daher auch hier zuerst noch die Stärke verzuckert und erst weiterhin, wenn der Säuregehalt hoch geworden ist, die diastatische Umsetzung gehemmt wird. Im Gegensatz zum Pferde ist bei den Wiederkäuern der Pylorus fest geschlossen und öffnet sich wohl nur gegen Ende der Magenverdauung, um den chymifizierten Inhalt in das Duodenum übertreten zu lassen.

Es verdient noch Erwähnung, daß, so lange nach der Geburt die Wiederkäuer mit Muttermilch ernährt werden, ihr Pansen klein ist. Die Entwickelung des Pansens paßt sich gewissermaßen dem Volumen der eingeführten Nahrung an, daher nach Flourens junge Hammel, die große Mengen von Heu erhalten, nach 1 Jahr langer Fütterung einen viel umfangreicheren Pansen zeigten, als mit kleineren Mengen nährstoffreicheren Hafers ernährte.

Die Wiederkäuer erbrechen in der Regel nicht, selbst nicht auf größere Gaben von Brechmitteln; meist treten nur Uebelkeit und Brechneigung auf.

Galle.

Eine nur kurze Strecke hinter dem Magenausgange werden in das Duodenum zwei Verdauungsäfte ergossen, die Galle und der pankreatische Saft oder Bauchspeichel.

Die Galle ist ein Ausscheidungsprodukt der Leber, der größten Drüse (Lebergewicht zu Körpergewicht = 1 : 30—35). Die einzelnen Gallengänge sammeln sich zu einem großen gemeinschaftlichen Gange, dem Duct. choledochus, der (bei manchen Tieren, z. B. Schaf und Ziege, mit dem Ausführungsgange des Pankreas verschmelzend) die Dünndarmwand in schiefer Richtung von außen und unten nach oben und innen etwa $1\frac{1}{2}$ cm lang durchsetzt, so daß seine Einmündung in die Schleimhaut, die übrigens mittelst einer ampullenförmigen Erweiterung (diverticulum Vateri) am Grunde eines Schleimhauthöckers und gedekt durch diesen statthat, höher liegt, als die äußere Eintrittstelle. Dadurch ist erreicht, daß bei

Ueberdruck von der Darmhöhle aus oder bei Zusammenziehung der Muskulatur der Darmwand die innere Mündung resp. das die Darmwand durchsetztende Stück komprimiert wird, sodaß vom Inhalte des Dünndarms nichts in den Gang eintreten kann. An der Mündungstelle des Choledochus findet sich endlich noch ein Ringmuskel, ein Sphincter, der den Eintritt der Galle in den Darm beherrscht, insofern nur bei seiner Erschlaffung Galle in die Darmhöhle eindringen kann. Bei manchen Tieren stehen der aus der Leber kommenden Galle zwei Wege offen, sie kann geraden Weges durch den Choledochus nach der Darmhöhle gelangen, sie kann aber auch in den Gallenblasengang und von dort in die Gallenblase eintreten. Die Gallenblase ist ein Reservoir für die Galle, in der sich die im nüchternen Zustand sezernierte Galle ansammeln kann. Solch ein Reservoir für die Galle besitzen der Mensch und eine Reihe von Säugetieren und Vögeln.

Die Gallenblase fehlt den Einhufern (Pferd, Esel), unter den Wiederkäuern dem Hirsch, Kamel, Dromedar, unter den Dickhäutern dem Elefanten und Nashorn, unter den Nagern dem Biber, Hamster und der Ratte, endlich den Cetaceen (Walfischen). Die Gallenblase fehlt also meist Pflanzenfressern. Beim Pferde ist der Gallengang beulenförmig erweitert.

Die chemischen Untersuchungen der Galle sind zumeist an der Blasengalle des Rindes angestellt worden, später (1844) hat Schwann, analog den Speichel- und Magenfisteln, permanente Gallenfisteln mit Erfolg beim Hunde angelegt, die Gallenblase selbst, nach vorgängiger Abbindung des Duct. choledochus nahe dem Duodenum, in die Wunde der Bauchwand zum Einheilen gebracht, so daß er durch diese die ausgeschiedene Galle direkt auffangen konnte. Weiter hat dann Colin (1850) an Pferden, Rindern, Schafen und Schweinen auch temporäre Gallenfisteln angelegt, indem er den Duct. choledochus am Darmende abband und in das mit der Leber zusammenhängende Ende eine Kanüle einführte, die, durch die Bauchwunde nach außen geleitet, die ausgeschiedene Galle einen bis mehrere Tage hindurch aufzufangen gestattete. Neuerdings haben dann Dastre und Pawlow vollkommnere Methoden für die Anlegung permanenter Fisteln angegeben.

Im frischen Zustande ist die Galle eine klare, bald dünne, bald mehr zähe und fadenziehende Flüssigkeit, die außer Schleimkörperchen (und bei Blasengalle Epithelzellen der Blaseninnenwand) keine morphotischen Elemente enthält. Sie ist von neutraler (oder gegen Lackmus schwach alkalischer) Reaktion, beim Menschen und den Karnivoren von goldgelber bis gelbbrauner, bei den Herbivoren von grüner Farbe (und zwar braungrün beim Pferd und Rind, grünlichgelb beim Schwein und hell- bis dunkelgrün beim Schaf). Durch Stehen an der Luft wird die braungelbe Galle dunkelbraun, die grünliche noch intensiver grün. Die Galle zeigt einen eigentümlich bitteren „galligen“ Geschmack und einen spezifischen, besonders beim Erwärmen hervortretenden aromatischen, (bes. beim Rind) moschusartigen Geruch. Auf Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure gibt die Galle eine im durchfallenden Lichte

dunkelrote, im schief auffallenden Lichte prachtvoll grüne Fluorescenz.

Die Blasengalle zeigt gegenüber der aus Fisteln gewonnenen eine dunklere Färbung, eine bald nur wenig, bald um das 5 bis 8fache größere Konzentration, eine mehr dickflüssige, schleimige Beschaffenheit und meist eine schwach alkalische Reaktion; in der Blase mischt sich mit dem eigentlichen Lebersekrete der von der Blasenschleimhaut gelieferte, alkalisch reagierende Schleim, während andererseits durch Wasseraufsaugung die Galle eingedickt wird.

Das spezifische Gewicht der Galle schwankt bei den verschiedenen Tieren innerhalb weiter Grenzen, zwischen 1·008—1·032; die höchsten Werte: 1·026—1·032 sind in der Blasengalle des Menschen gefunden worden. Dementsprechend unterliegt auch der Gehalt an festen Stoffen weiten Schwankungen: im frischen Lebersekrete von Katze und Schaf beträgt er nach Bidder und Schmidt 5 pCt., beim Hunde nach Rosenberg 10 pCt., beim Kaninchen 2 pCt., bei Meerschweinchen nur 1—5 pCt., beim Menschen nach Hammarsten 2—3·5 pCt. In der Gallenblase können die festen Stoffe bis auf 20 pCt. ansteigen. Von den festen Bestandteilen sind 0·5—1·3 pCt. anorganische Salze.

In 100 Teilen Galle	Mensch		Hund		Rind	Schwein
	Blasengalle	frisch sezernierte Galle	Blasengalle	frisch sezernierte Galle	Blasengalle	
Wasser	84·0	97·3	85·2	89·7	90·1	88·8
Feste Stoffe	16·0	2·7	14·8	10·3	9·6	11·2
Gallensaure Salze .	8·7	1·0	12·6	8·6	8·0 (Gallensaure Salze, Lecithin, Cholesterin, Fette, Seifen)	7·3
Lecithin, Cholesterin, Fette, Seifen . .	2·4	0·3	1·3	0·9		2·2
Schleim u. Farbstoff	4·4	0·6	0·3	0·2	0·3	0·6
Anorganische Salze .	0·5	0·8	0·6	0·6	1·3	1·1

Unter den organischen Stoffen der Galle finden sich zwei wesentliche Bestandteile, die sonst im Tierkörper nicht vorkommen: der Gallenfarbstoff und die Gallensäuren. Neben ihnen kommen zu 1—5 pCt. andere organische Stoffe vor.

Die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe sind bis jetzt nicht nachgewiesen bei Wirbellosen und beim Amphioxus.

Der Gallenfarbstoff, das Bilirubin $C_{16}H_{18}N_2O_3$, unlöslich in Wasser, Alkohol, Aether, läßt sich durch Ausziehen mit heißem Chloroform aus der Galle gewinnen. Aus Chloroform kristallisiert es in kleinen rhombischen orangefarbenen Prismen und ist identisch mit dem Haematoidin (S. 21). Bilirubin ist löslich in Alkalien; in der Galle wird es durch die Alkalisalze der Gallensäuren in Lösung erhalten. In der Galle von Karni- und Omnivoren kommt es

allein vor, in der von Herbivoren auch ein grünlicher Farbstoff, das Biliverdin $C_{16}H_{18}N_2O_4$, das ein Oxydationsprodukt des Bilirubins ist; in flacher Schale der Luft ausgesetzt, geht die alkalische Lösung von Bilirubin in Biliverdin über; dieses ist ein schwarzgrünes amorphes Pulver. Bilirubin lässt sich in Flüssigkeiten durch die charakteristische Gmelin'sche Reaktion (1826) erkennen: Ueberschichtet man Salpetersäure, die durch Hinzufügen einer Spur rauchender Säure etwas salpetrige Säure enthält, mit einer Bilirubinlösung, so sieht man an der Berührungsfläche infolge allmählichen Fortschreitens der Oxydation von unten nach oben farbige Ringe entstehen und zwar rot, violett, blau, grün. Diese Probe gelingt noch bei Gegenwart von nur $^1/_{80000}$ Bilirubin. Den nämlichen Farbenwechsel zeigt, nach Maly, die Chloroformlösung des Gallenfarbstoffs auf Zusatz von Bromwasser.

Bilirubinlösungen geben beim Ueberschichten mit 1 proz. alkoholischer Jodlösung (Probe von Maréchal und Rosin) an der Berührungsfläche einen schön grünen Ring. Noch empfehlenswerter ist bei geringem Gallenfarbstoffgehalt die Huppert'sche Probe: man fällt die zu prüfende Flüssigkeit mit Kalkmilch (oder mit Natriumkarbonat und Calciumchlorid) aus, bringt den (event. Bilirubinkalk enthaltenden) Niederschlag noch feucht in ein Reagensglas, gibt salzsäurehaltigen Alkohol hinzu und erhitzt zum Sieden; bei Gegenwart von Gallenfarbstoff färbt sich der Alkohol smaragd- oder blaugrün.

In faulender Galle finden sich noch andere dunklere Farbstoffe, die nur ungenügend bekannt sind: Bilifuscin, Biliprasin, Bilihumin: die Gmelin'sche Reaktion geben sie nicht.

Den zweiten charakteristischen Bestandteil der Galle bilden die von Strecker entdeckten Gallensäuren, die Glykochol- und Taurocholsäure, die überwiegend als Natronsalze darin vorkommen. Sie lassen sich aus dem alkoholischen Extrakte der Galle durch Aetherzusatz kristallinisch ausfällen (Plattner's kristallisierte Galle). Beide sind N-haltig, die Taurocholsäure auch schwefelhaltig. Aus beiden läßt sich durch Kochen mit Säuren, mit Barytwasser, mit Wasser über 100° C. dieselbe N-freie Säure, die Cholalsäure, abspalten. Diese ist mit zwei verschiedenen Körpern, dem Taurin und Glykokoll, gepaart. Der Cholalsäure, also auch den gepaarten Gallensäuren, kommt eine von v. Pettenkofer (1844) entdeckte, schöne Farbenreaktion zu: auf Zusatz von ein wenig Rohrzuckerlösung und dann tropfenweise von reiner Schwefelsäure färben sie sich bei 60°—70° prachtvoll rot oder purpurviolett.

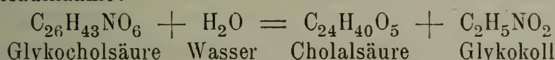
Das Verhältnis der glykocholsauren und taurocholsauren Salze in der Galle der verschiedenen Tiere ist verschieden. Ausschließlich oder vorwiegend kommt die Taurocholsäure bei den Karnivoren, den Vögeln, Schlangen, Fischen und bei Schaf und Ziege vor. Die Glykocholsäure findet sich überwiegend beim Rind (aber nicht immer), Kaninchen, Hase, Schwein, Känguruh und beim Menschen.

Aus Zucker und Schwefelsäure entsteht Furfurol (Brenzschleimsäurealdehyd) $C_5H_4O_2$, das mit den Gallensäuren die Farbenreaction gibt. Da auch

den Eiweißkörpern eine ähnliche Farbenreaktion zukommt, ist die Probe nur in eiweißfreien Flüssigkeiten verwertbar. Verdünnt man das Reaktionsgemisch, so sieht man bei der spektroskopischen Prüfung beim Eiweiß nur ein Absorptionsband, bei den Gallensäuren zwei Bänder neben der Fraunhofer'schen E- und F-Linie (vgl. Fig. 4, S. 22).

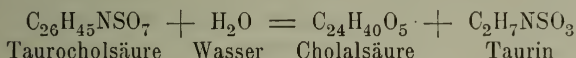
Mit konzentrierter Schwefelsäure geben die Gallensäuren und daher auch die Galle (S. 162) eine dunkelrote bis tiefgrüne Fluoreszenz.

Glykocholsäure $C_{26}H_{43}NO_6$, die in der Fleischfressergalle ganz oder fast ganz fehlt, feine glänzende Nadeln, schwer löslich in kaltem, leichter in kochendem Wasser, leicht löslich in Alkohol, wenig in Aether, ist nach Hüfner durch Versetzen von Rindergalle mit Salzsäure und Aether beim Stehenlassen häufig ohne weiteres kristallinisch zu erhalten. Von ihren Salzen sind die mit Alkalien und Erden in Wasser leicht löslich, die mit schweren Metallen meist unlöslich. Beim Kochen mit Barytwasser oder durch Fäulnis spaltet sie sich unter Wasseraufnahme:



$$\underset{\text{Glykocholsäure}}{C_{26}H_{43}NO_6} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O_5} + \underset{\text{Glykokoll}}{C_2H_5NO_2}$$

Taurocholsäure $C_{26}H_{45}NSO_7$, feine seidenglänzende Nadeln, an der Luft rasch zerfließend, löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether. Von ihren Salzen sind nur die Alkalisalze in Wasser und Alkohol leicht löslich. Aus einem Gemenge von glyko- und taurocholsauren Salzen fällt Bleizucker nur die Glykocholsäure aus: im Filtrate schlägt Bleiessig die Taurocholsäure nieder. Beim Kochen mit Barytwasser, wie durch Fäulnis zerfällt sie:



$$\underset{\text{Taurocholsäure}}{C_{26}H_{45}NSO_7} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O_5} + \underset{\text{Taurin}}{C_2H_7NSO_3}$$

Beide Gallensäuren drehen die Polarisationsebene nach rechts.

Cholalsäure oder Cholsäure $C_{24}H_{40}O_5$, eine einbasische stickstofffreie Säure, in vierseitigen Prismen kristallisierend, an der Luft verwitternd, dreht die Polarisationsebene nach rechts, unlöslich in Wasser, leicht löslich in Alkohol, schwer löslich in Aether, treibt aus Alkalikarbonaten beim Erwärmen die Kohlensäure aus. Ihre Alkalisalze sind leicht löslich und kristallisierbar, die übrigen Salze schwer löslich. Beim Erhitzen auf 200° oder beim anhaltenden Kochen mit Säure zerfällt sie zu Choloidinsäure und schließlich zu einem amorphen Körper, dem Dyslysin $C_{24}H_{36}O_3$.

In der Galle der Schweine findet sich eine der Cholalsäure verwandte Säure, die Hyocholalsäure $C_{25}H_{40}O_4$ mit Glykokoll gepaart als Hyoglykocholsäure. Außer der Cholalsäure sind in der Menschengalle noch zwei andere Säuren nachgewiesen, die Choleïnsäure (die auch in der Rindergalle vorkommt) und die Fellinsäure $C_{23}H_{40}O_4$ (Schotten).

Glykokoll $C_2H_5NO_2$, auch Glyzin oder Leimsüß genannt, weil es beim Kochen von Leim mit verdünnter Schwefelsäure entsteht, ist kristallisierbar, in Wasser leicht löslich, in absolutem Alkohol und Aether unlöslich. Die wässerige Lösung reagiert, obwohl das Glykokoll als Amidoessigsäure $CH_2.NH_2.COOH$ aufzufaßen ist, nicht sauer; sie färbt sich mit einem Tropfen Eisenchlorid rot, löst Quecksilberchlorid auf und reduziert es beim Erhitzen zu metallischem Quecksilber. Glykokoll verbindet sich mit Basen, Säuren und Salzen, hält Kupferoxyd bei Gegenwart von Alkali mit lasurblauer Farbe in Lösung, ohne

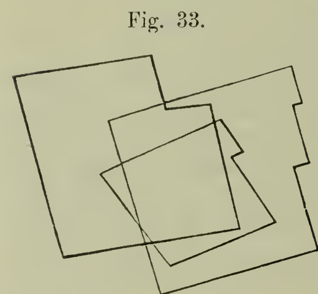
es jedoch zu reduzieren. Kommt als solches in den Muskeln von Pecten irradians vor. Außer mit Cholalsäure kommt es mit Benzoësäure gepaart als Hippursäure im Harn vor.

Taurin $C_2H_7NSO_3$, in großen glasglänzenden Säulen kristallisierend, in Wasser leicht löslich, unlöslich in Alkohol und Aether, ist als Amidoäthylschweflige Säure $C_2H_4(NH_2).SO_2.OH$ aufzufassen. Wird beim Erhitzen unter Entwickelung schwefliger Säure zersetzt. Außer als Spaltungsprodukt der Gallensäuren findet es sich im Fleische verschiedener Fische und des Pferdes, sowie in den Lungen verschiedener Säugetiere.

Ferner enthält die Galle Cholesterin zu etwa 0·2 pCt., durch die gallensauren Alkalien darin gelöst, sodann Lecithin, kleine Mengen fettsaurer Alkalien (Seifen) und etwas Neutralfett, dieses ebenfalls durch die gallensauren Alkalien und Seifen gelöst. Ferner spurweise Harnstoff (in der Galle der Haifische und Rochen ist er ein Hauptbestandteil), Aetherschwefelsäuren, geparte Glukuronsäuren, diastatisches und proteolytisches Enzym. Endlich findet sich darin Mucin (S. 136), reichlich bis zu 3 pCt. in der Blasengalle des Menschen, in der des Rindes nach Hammarsten fast ausschließlich Nukleoalbumin (S. 14) neben nur wenig Mucin, auf Zusatz von Alkohol fällt es flockig aus. Die normale Galle enthält kein (in der Hitze koagulierbares) Eiweiß.

Cholesterin $C_{27}H_{46}O$, seinem chemischen Verhalten nach ein einatomiger Alkohol, der einzige im Tierkörper frei vorkommende Alkohol, bei 145° schmelzend, kommt außer in der Galle auch noch reichlich in der Nervensubstanz vor, spärlich im Blute, in der Milch, im Sperma und in anderen Körperflüssigkeiten; ist unlöslich in Wasser und kaltem Alkohol, löslich in siedendem Alkohol, in Aether, Benzol, gallensauren Salzen, fetten Oelen und Seifen. Es kristallisiert in rhombischen, perlmutterglänzenden Tafeln (Fig. 33), deren Ränder und Winkel nicht selten unregelmäßig ausgebrochen erscheinen. Bei Behandlung mit starker Schwefelsäure (1 Teil Wasser auf 3—5 Teile konzentrierter Säure) färben sich die Kristalle von den Rändern aus rost- oder purpurrot, sodann bei Jodzusatz lila bis blau. Noch schärfer ist Liebermann's Cholestol-Reaktion: löst man eine Spur Cholesterin in wenig Chloroform im trocknen Probierrohr, setzt 2—3 Tropfen Essigsäureanhydrid, dann vorsichtig tropfenweise konzentrierte Schwefelsäure hinzu, so färbt sich die Flüssigkeit erst rot, dann blau und schließlich tief grün.

Fig. 33.



Cholesterinkristalle.

In der Galle kann sich unter Umständen das Cholesterin so reichlich anhäufen, daß es ausfällt und zur Entstehung von Gallensteinen Veranlassung gibt. Es legt sich dann in konzentrierten Schichten um einen Kern, der aus einer Verbindung von Bilirubin und Kalk, sog. Pigmentkalk, besteht. Solcher Pigmentkalk kann auch bisweilen die Hauptmasse der Gallensteine ausmachen, besonders bestehen die kleineren körner- und griesartigen Konkremente daraus.

An anorganischen Salzen enthält die Galle neben Chlornatrium vorwiegend Phosphate und zwar gebunden an Natrium und Calcium, stets auch etwas Eisenphosphat. Endlich will man darin Kupfer und Zink in Spuren gefunden haben; sein Vorkommen läßt sich so erklären, daß die meisten Metallsalze. in den Körper eingeführt, in der Leber zur Ablagerung bezw. durch die Galle zur Ausscheidung kommen. An Gasen enthält die Galle reichlich Kohlensäure und Spuren von Sauerstoff und Stickstoff.

Die Gallensekretion scheint, im Gegensatz zur Speichel- und Magensaftsekretion, kontinuierlich vor sich zu gehen, wenigstens in einer gewissen Größe, und selbst längere Nahrungsentziehung hebt die Gallenbildung nicht auf; auch wird sie schon im Fötalleben erzeugt. Die im nüchternen Zustand gebildete Galle sammelt sich in der Gallenblase. Jede Mahlzeit erhöht die Gallensekretion, und zwar fällt das Maximum der Abscheidung um die 3.—5. und ein zweites Maximum um die 13.—15., manchmal schon um die 9. Stunde nach der Mahlzeit. Bei reichlicher Fleisch-(Eiweiss)kost steigt sowohl die Gallenmenge, als der Gehalt an festen Bestandteilen, während Kohlehydrate viel weniger anregend wirken; stärker wirken wieder nach Rosenberg und nach neueren Beobachtungen von Barbéra die Fette, bes. Olivenöl (Rosenberg, von anderen bestritten). Nach Pawlow ist der Eintritt von Fett in das Duodenum der normale Erreger der Gallensekretion. Wird, wie bei Pflanzenfressern, stetig gefressen und verdaut, so ist auch die Gallensekretion demzufolge eine reichlichere, daher im allgemeinen die Gallenabsonderung bei Herbivoren reichlicher ist, als bei Karni- und Omnivoren. Die tägliche Ausscheidungsgröße hat sich beim Menschen nur in Fällen von Gallenfisteln, bei denen sonst kein erhebliches Leiden bestand, einigermaßen feststellen lassen; solche Fälle sind von v. Wittich, Noël, Paton u. a. untersucht worden, und danach sollen 600—1100 ccm Galle in 24 Stunden von einem erwachsenen Menschen und etwa 10—17 g Galle (mit 0·3 g fester Stoffe) pro Kilogramm Mensch ausgeschieden werden.

Beim Pferde ist nach Colin die 24stündige Gallenabsonderung auf 5—6, beim Rind auf 2—6, beim Schaf auf $^1/_3$ kg zu schätzen. Nach Bidder und Schmidt sondert in 24 Stunden 1 kg Hund im Mittel 20 g, 1 kg Katze 15 g, 1 kg Schaf 25 g, 1 kg Kaninchen 137 g, 1 kg Meerschweinchen 175 g Galle ab. Doch sind dies nur Mittelzahlen; die Größe der Gallenabsonderung ist, wie Stadelmann hervorgehoben hat, auch unter physiologischen Bedingungen ungemein schwankend.

Sehr interessant ist es, daß, je kleiner das Tier, insbesondere der Pflanzenfresser, desto größer seine tägliche Ausscheidung an Galle im Verhältnis zum Körpergewichte ist. Ein Kilogramm Meerschweinchen, dessen Leber etwa 40 g wiegt, sezerniert in 24 Stunden 175 g Galle, also mehr als das 4fache des Lebergewichtes. Da die Galle des Meerschweinchens $1^1/_4$ pCt. feste Stoffe und die Leber im Durchschnitt 25 pCt. feste Stoffe enthält, so werden innerhalb 24 Stunden mit der Galle fast $^1/_4$ der festen Stoffe entleert, die in der Leber des Meerschweinchens überhaupt sich finden. Es spricht dies

für eine außerordentliche sekretorische Leistung der Leber bei den Herbivoren.

Bemerkenswert ist der Einfluss der Gallenresorption im Darm auf die Abscheidung. Die gallensauren Salze werden im Darm resorbiert, treten in das Blut über, werden dem Blut von der Leber entzogen, regen dort die Gallensekretion an und werden wieder mit der Galle in den Darm ausgeschieden, „Gallenkreislauf" von Schiff; sie wirken also selbst als Cholagoga (s. u.). Wird daher durch eine Fistel die Galle nach außen geleitet, so geht sehr bald die Absonderungsgröße herunter und steigt nach Schiff schnell wieder an, wenn man den Fisteltieren Galle in den Darm einführt.

Welches der Leberblutgefässe unterhält die Gallenabsonderung? Die enge Leberarterie versorgt im wesentlichen die Bindegewebskapsel (capsula Glissoni) und deren Fortsetzungen zwischen den Leberläppchen, sowie die Wandungen der Gallengänge mit Ernährungsmaterial; das weitmaschige Kapillarnetz, in das sie sich auflöst, mündet zumeist in die interlobulären Pfortaderzweige ein. Schon danach ist die Leberarterie nur als das nutritive Gefäß zu erachten. Damit steht auch im Einklang, daß nach Unterbindung der Leberarterie die Gallenausscheidung, wie Schiff gefunden, so gut wie unverändert bleibt. Nach Unterbindung des Pfortaderstammes hört die Sekretion zwar auf, aber das Tier geht auch schnell in Folge der Blutstauung in den Wurzeln der Pfortader zu Grunde, sodaß hieraus ein bindender Schluß nicht zu ziehen ist. Indes folgt schon aus der Größe und Mächtigkeit der Pfortader und ihrer außerordentlich reichen Verästelung um die ganze Peripherie eines jeden Leberläppchens, daß bei der Gallenabsonderung in erster Linie die Pfortader beteiligt ist. Versuche von Asp lehren, daß nach Schließung des einen Leberlappen speisenden Pfortaderastes der denselben Lappen versorgende Arterienast zwar die Absonderung unterhält, daß aber dabei die Größe der Gallensekretion ungemein sinkt.

Sekretionsbedingungen. Im Gegensatz zum Speichel wird die Galle unter auffallend geringem Drucke abgesondert. Die Leberarterie ist sehr eng, andererseits setzt sich die Pfortader aus Stämmen zusammen, die aus den Kapillaren des Darms und der Milz hervorgehen (S. 31), und in denen beim Hunde ein Blutdruck von 26 bis 30 mm Quecksilber herrscht (I. Munk), daher auch in der Leber der Blutdruck nur gering sein kann. Heidenhain's Methode verbessernd, hat Bürker den Druck, unter dem die Galle in die abführenden Gallengänge ausgestoßen wird, dadurch gemessen, daß er in den angeschnittenen Duct. choledochus eine T-Canüle so einband, daß die horizontalen Schenkel derselben die Galle unbehindert darmwärts fließen ließen, während in der an den vertikalen Schenkel angesetzten Glasröhre die Galle ihrem Drucke entsprechend aufsteigen konnte: so fand er den Druck zu 75—80 mm Galle = 6 mm Quecksilber: es beträgt also der Gallendruck nur $1/_{125}$ einer Atmosphäre. Die Sekretionsgröße ist innerhalb gewisser

Grenzen vom Blutstrom in der Leber abhängig, insofern der Gallenstrom mit dem Pfortaderstrom an- und abschwillt, und zwar ist, nach Heidenhain, nur die (z. B. während der Verdauung) wachsende oder (in Folge von starker Blutentziehung bezw. Schließung einzelner Pfortaderwurzeln) abnehmende Geschwindigkeit des Blutes in der Leber der hier bestimmende Faktor, nicht das Steigen und Sinken des Druckes in den Leberkapillaren. Setzt man dem Gallenausfluss einen Widerstand entgegen, der mehr als 6 mm Hg-Druck beträgt, so wird der Ausfluß sistiert, die gebildete Galle tritt, anstatt in die Gallengänge, unter dem hohen Gegendruck in die Anfänge der Lymphgefäße über, es erscheint Gallenfarbstoff im Blute und infolge dessen in vielen Körperflüssigkeiten, und so kommt es zur Gelbsucht „Ikterus". Nach pathologischem oder experimentell herbeigeführtem Verschluß des Duct. choledochus ist Uebertritt des Gallenfarbstoffes in die Körpersäfte (Lymphe und weiter in Blut und Harn) und Gelbfärbung der Gewebe (Bindehaut des Auges) bei Tauben schon nach 2 Stunden, beim Kaninchen nach 24 Stunden, bei Hunden nach 48 Stunden, beim Menschen erst nach drei Tagen zu beobachten. Die gleichzeitig ins Blut übertretenden gallensauren Salze erzeugen Verlangsamung der Herzfrequenz, und zwar nach Brandenburg einmal durch reflektorische Erregung der Vagusendigungen (s. Vagus), zweitens durch direkte Wirkung auf die Herzmuskulatur. Spritzt man Wasser unter einem höheren als 6 mm Hg-Druck in den Choledochus, so tritt dieses gleichfalls in die Körpersäfte über. Die in die Anfänge der Gallenkanälchen (Gallenkapillaren) sezernierte Galle treibt die zuvor abgeschiedene vorwärts (vis a tergo). Muskeln der Gallenblasenwand und des Ductus choledochus können die Fortbewegung der Galle fördern, in noch stärkerem Maße der Druck, den bei jeder Inspiration das herabsteigende Zwerchfell und die sich spannenden Bauchwandungen auf den Inhalt der Bauchhöhle, also auch auf die Leber ausüben.

Wo wird die Galle gebildet?

Die Endzweige der Pfortader verteilen sich durch die ganze Leber gleichmäßig derart, daß sie überall polygonale Räume von ziemlich gleicher Größe, die Leberläppchen oder Leberlobuli, umgrenzen. In der Mitte jedes von den gabelförmigen Pfortaderästen umschriebenen Läppchens entspringt ein Wurzelästchen der Lebervene; man nennt deshalb letztere: Vas intralobulare, die Pfortaderzweige: Vasa interlobularia. Schon mit bloßem Auge, exquisit deutlich in der Schweinsleber, in der das die Pfortaderäste begleitende Bindegewebe sich zu lamellösen Scheidewänden zwischen den einzelnen Läppchen verdichtet, sieht man im Zentrum der einzelnen Lobuli einen roten Punkt, den Querschnitt des Vas intralobulare, und peripherwärts sie von einem polygonalen bis rundlichen Hof umzogen, den Randästen der Vasa interlobularia. Zwischen diesen beiden breitet sich das beide verbindende dichte Kapillarnetz aus, dessen Maschen mit ihrem Längsdurchmesser radiär angeordnet sind. Die Maschen des Blutkapillarnetzes sind von den Leberzellen ausgefüllt, regelmäßig polyedrischen membranlosen Zellen mit einem oder zwei Kernen und einem granulierten trüben Protoplasma, das mit größeren oder kleineren Fetttröpfchen und

eckigen Körnern oder Schollen erfüllt ist. Die Anfänge der Gallenkanälchen, die sog. Gallenkapillaren, entstehen in der Leber der Säugetiere in der Weise, daß je zwei Leberzellen in der Mitte ihrer Berührungsflächen rinnenförmig ausgehöhlt sind; durch das Aneinanderlegen beider Halbrinnen entsteht ein zylindrischer Kanal, die Gallenkapillare. Es bilden also die Gallenkapillaren ein engmaschiges, die Flächen der Leberzellen umspinnendes Netz, sind aber, wie die Ausführungsgänge anderer Drüsen, von den die Kanten der Leberzellen umspinnenden Blutkapillaren durch Zellsubstanz und wahrscheinlich auch durch eine strukturlose Membran geschieden. Die Gallenkapillaren gehen an den Rändern der Leberläppchen allmählich in die Zweige der Gallengänge über, deren Wand weiterhin aus einer Adventitia und einer Muskularis besteht und mit kubischen Endothelzellen innen ausgekleidet ist; die größten Gallengänge besitzen eine eigentliche (mit Schleimdrüsen versehene) Schleimhaut. — Wie an anderen Verdauungsdrüsen, haben auch an der Leber Unterschiede im Aussehen der Leberzellen beim hungernden und verdauenden Tiere Heidenhain, sowie Ellenberger gefunden.

Weder das Blut, noch sonst eine Körperflüssigkeit oder ein Organ ausser der Leber, enthält nachweisbar Gallensäuren oder Gallenfarbstoff. Wo man sie oder deren Derivate im Körper antrifft, z. B. im Darminhalte, läßt sich zeigen, daß sie dahin einzig und allein mit der Galle gelangt sind. Also schon diese Tatsache deutet darauf hin, daß die Galle nicht nur durch die Leber ausgeschieden, sondern darin gebildet wird. Bei Vögeln (Tauben) läßt sich die Leber mittelst Unterbindung der zuführenden Gefäße vollständig aus dem Kreislauf ausschalten, dann kommt es auch niemals zu einer Anhäufung von Gallenfarbstoff in den Geweben, zum sicheren Beweise, daß die spezifischen Gallenstoffe ausschließlich in der Leber gebildet werden.

Das Bilirubin verdankt höchst wahrscheinlich seine Entstehung folgendem Vorgange: wo auch immer im lebenden Körper Hämoglobin frei wird, also jedesmal, wenn Blutkörperchen im lebenden Blute zerstört werden, bildet sich durch Zerfall des Hämoglobins (S. 20) ein eisenfreier kirstallinischer Farbstoff, das Hämatoidin. Mit dem Hämatoidin ist aber das Bilirubin identisch, wie aus der gleichen Kristallform, der Elementarzusammensetzung u. a. hervorgeht. Zu diesen, Blutkörperchen lösenden Substanzen gehören auch die gallensauren Salze. Es scheint demnach, als ob das Bilirubin dadurch entstände, daß die gallensauren Salze aus den Blutkörperchen das Hämoglobin frei machen, das dann nach Zerlegung in seine Bestandteile in Hämatoidin übergeführt wird. Es spricht dafür auch die Beobachtung, daß Injektion reiner Hämoglobinlösungen in das Blut lebender Tiere den Gehalt der Galle an Bilirubin unmittelbar und sehr beträchtlich steigert.

Dagegen herrscht über die Entstehung der Gallensäuren noch tiefes Dunkel. Nur soviel ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß die Bildung der Cholalsäure und ihrer Paarlinge, Taurin und Glykokoll, gesonderte Prozeße sind, und daß die unabhängig von einander gebildeten Produkte sich zu den Gallensäuren vereinigen. Uebrigens geht aus den Untersuchungen von Stadelmann hervor, daß die Bildung der Gallensäuren derjenigen der Gallenfarb-

stoffe nicht parallel geht. Mit einer Zunahme der ersteren ist eher eine Abnahme der letzteren verbunden.

Fermentative Wirksamkeit der Galle. Eiweißstoffe werden von der Galle gar nicht verändert. Auf Stärkekleister übt die Galle des Menschen und mancher Haustiere (Schaf, Schwein) eine mässige diastatische Wirkung, die indes im Darm gegenüber der außerordentlich energischen Wirksamkeit eines, wie wir sehen werden, im Bauchspeichel vorfindlichen Fermentes gar nicht in Betracht kommt. Dagegen befördert die Galle die Fettverdauung; sie löst freie Fettsäuren und begünstigt die Fettspaltung durch den Bauchspeichel (S. 174); bei der Betrachtung des Ablaufes der Darmverdauung wird darauf noch näher einzugehen sein.

Die chemischen Umsetzungen in der Leber, die Bildung von Glykogen, Zucker und Harnstoff, sowie die Bedeutung des Organs als Schutzvorrichtung des Körpers (durch die Pfortaderwurzeln vom Darm her zuströmende giftige Stoffe, wie Fäulnisprodukte, Alkaloide, Ammonsalze, Metallgifte werden von der Leber abgefangen und in ungiftige Verbindungen übergeführt) sollen, da diese Funktionen von keinem Einfluß auf die Verdauung sind, erst später (Abschnitt 6) gewürdigt werden.

Bauchspeichel.

Ausser der Galle wird in das Duodenum, entweder zugleich mit der Galle, wie beim Schaf und der Ziege (bei denen der pankreatische Gang schon einige Zentimeter oberhalb seines Darmendes in den Gallengang mündet), oder, mit dem Gallengange vereint sich in das Divertikulum Vateri (S. 161) öffnend, das Sekret des Pankreas, der pankreatische Saft oder Bauchspeichel ergossen. Das Pankreas, das mit wenigen Ausnahmen (einige Fische) allen Wirbeltieren zukommt, ist eine zusammengesetzte tubulöse Drüse. Beim Menschen, dem Schwein und den Wiederkäuern wird das Pankreas der Länge nach vom Hauptausführungsgange, dem Ductus pancreaticus (Wirsungi), durchsetzt, dem sich die kleinen Gänge der einzelnen Tubuli, wie die Zweige einer Pappel, anreihen. Beim Menschen, bei Karnivoren und beim Pferde findet sich außer dem Hauptausführungsgange noch ein kleinerer, der Santorini'sche Gang (Ductus pancreaticus accessorius), der in die Papilla duodeni mündet. Beim Kaninchen hat das Pankreas nur einen Gang, der etwa 30—40 cm unterhalb des Duct. choledochus in den Darm mündet. An der Einmündungstelle des resp. der Gänge in den Darm befindet sich ein Schließmuskel (sphincter), wie beim gemeinsamen Gallenausführungsgange (S. 161).

Schneidet man den Ausführungsgang an, bindet ein Röhrchen ein und fängt so den ausgeschiedenen Saft ab (temporäre Fistel), oder fängt man den Saft durch eine mit der Bauchwunde verheilte Fistel des Ganges auf, oder noch besser, indem man nach

Pawlow die Darmschleimhaut-Mündung des Ganges nach außen auf die Bauchhaut verlegt (permanente Fistel), so kann man die Schnelligkeit und Größe der Sekretion und ihre Abhängigkeit von den einzelnen Bedingungen: Fütterung, Verdauung etc. feststellen. So hat man ermittelt, daß bei Herbivoren (Kaninchen, Schaf, Rind) die Sekretion kontinuierlich vor sich geht, bei Karnivoren intermittierend. Beim Hungern hört die Absonderung fast ganz auf, fängt aber nach Nahrungsaufnahme bald wieder an. Beim Kaninchen ist die Sekretion im Gange, gleichviel ob die Fistel während voller Verdauung oder nach 48 stündigem Hungern angelegt wird. Bei Hunden stockt außerhalb der Verdauung die Absonderung vollständig, sie beginnt aber, nach Heidenhain, unmittelbar nach der Fütterung, und zwar sind es nach Pawlow besonders Säuren (saurer Chymus) und ferner Fett, die reflektorisch von der Magen- und Duodenalschleimhaut aus starke Absonderung erregen. Daneben spielt aber auch nach Bayliss und Starling eine direkte chemische Erregung vom Blut aus durch eine Substanz, Sekretin, eine wichtige Rolle: das Sekretin, das man nicht als ein Enzym ansieht, wird in der Darm-(Duodenal-)Schleimhaut gebildet und zwar in einer Vorstufe, Prosekretin, aus der es auf Säureeinwirkung frei gemacht wird. Die Sekretion des Pankreassaftes steigt innerhalb der ersten 3 Stunden nach der Fütterung zu einem Maximum an und sinkt darauf bis zur 5.—7. Stunde, wo sie nur noch $^1/_{10}$ des Maximums beträgt. Bei Fleisch- und Milchgenuß wird mehr Sekret geliefert, als bei Brotnahrung, doch dauert bei dieser die Sekretion am längsten (schleppende Verdauung).

Der Pankreassaft des Hundes aus einer temporären Fistel ist spärlich, klebrig, fast fadenziehend, farblos, von alkalischer Reaktion, seine Konsistenz und sein Gehalt an Enzymen schwankt nach Walther je nach der Nahrung; es enthält 1·1 bis 11 pCt. feste Stoffe, sehr wenig kohlensaure Salze, sehr viel in der Hitze gerinnbares Eiweiß (Serumalbumin); außerdem Spuren von Leucin, Tyrosin, und, als besonders wichtig, drei auf die verschiedenen Nahrungstoffe wirkende Enzyme (S. 130) und geringe Mengen von Fett und Seifen; von anorganischen Salzen (fast 1 pCt.): Kochsalz, kohlensaure Alkalien und phosphorsaure Erden (Kalk und Magnesia). Der aus permanenten Fisteln gewonnene Saft ist dünnflüssig und enthält weniger feste Bestandteile. Dieser allein ist nach Pawlow als normales Sekret aufzufassen, während der Saft aus den temporären Fisteln durch die Einflüsse der Operation verändert ist. Bei Schaf, Pferd, Esel und Kaninchen ist der Saft temporärer Fisteln wasserhell, nicht fadenziehend, salzig; sein Gehalt an festen Stoffen beträgt 1—2 pCt., selten darüber bis $3^1/_2$ pCt. Daß bei Pflanzenfressern die Sekretion kontinuierlich vor sich geht, steht wohl damit im Zusammenhang, daß diese Tiere eigentlich dauernd in der Verdauung begriffen sind, da kaum jemals ihr Magen oder Darm leer gefunden wird.

Während das Pankreas des Hundes im Hungerzustande blaßgrau erscheint, nimmt es unmittelbar nach der Fütterung eine lebhaft rosenrote Fär-

bung an. Kühne und Lea haben sich von der Beschleunigung des Blutlaufs in der tätigen Drüse direkt überzeugt; hier sahen sie, analog wie bei den tätigen Speicheldrüsen, die Venen hellrotes Blut führen, die erweiterten Kapillaren pulsieren und die Pulsation sich sogar auf die Venen fortsetzen.

Mit der Tätigkeit der Drüse geht nach dem Funde von Heidenhain, analog den Speicheldrüsen (S. 139), eine morphologische Veränderung der Drüsenzellen Hand in Hand. Die sezernierenden Drüsenräume haben die Gestalt kurzer Schläuche oder Kolben; die Drüsenzellen selbst sind von kugelförmiger Gestalt und zeigen im frischen Zustande eine helle, mit Karmin färbbare, der Membrana propria zugewandte, streifige Aussenzone und eine dunkelkörnige, dem Lumen des Schlauches zugekehrte Innenzone. Beim Hungertier, wo sich die Zellen mit Sekret oder dessen Vorstufen füllen, ist jene viel schmäler als diese. In der 6.—10. Stunde nach der Fütterung, wenn die Drüse stark sezerniert hat und daher mehr oder weniger sekretleer geworden ist, zeigt sich die Innenzone viel kleiner, die Außenzone größer, es wird also bei der Sekretion des Saftes die körnige Innenzone verbraucht, während die Außenzone, welche das Ersatzmaterial enthält, wächst. Gegen Ende der Verdauung und beim Hungern sieht man dann wieder die körnige Innenzone den größten Teil des Zellraums einnehmen und die streifige Außenzone einen nur schmalen Saum bilden. Demnach wird wohl mit Hülfe des aus dem Blute aufgenommenen Materials die körnige Innenzone wiederhergestellt und weiterhin an das Sekret abgegeben.

In dem (infolge Verengerung seiner Mündung in den Darm) stark erweiterten Wirsung'schen Gang eines Menschen hat Herter einen ganz klaren geruchlosen, nicht fadenziehenden, stark alkalischen Saft angesammelt gefunden, der sich als sehr wirksam erwies, 2·4 pCt. feste Stoffe (darunter 1·8 pCt. organische) enthielt; F. Hoppe-Seyler fand in einem ähnlichen Falle beim Pferde eine wirksame Flüssigkeit mit einem festen Rückstand von 1·8 pCt.

Die nur selten im Wirsung'schen Gange angetroffenen Konkremente bestehen zu fast $^2/_3$ aus Calciumphosphat, zu $^1/_3$ aus Calciumkarbonat und ein wenig organischer Materie.

Die Sekretionsgröße aus permanenten Fisteln stellt sich nach den Untersuchungen von Pawlow und dessen Schülern pro Kilogramm Hund in 24 Stunden auf etwa 22 ccm. Beim Menschen schätzen Bidder und Schmidt die tägliche Sekretion von Bauchspeichel auf 150 g. Leuret und Lassaigne erhielten beim Pferde aus einer frisch angelegten Fistel in einer Stunde 180 g, Colin (im Mittel von 4 Stunden) pro Stunde 175 g und von einer Kuh 200—270 g, dagegen vom Schweine nur 12—15 g pro Stunde.

Der Bauchspeichel wird unter nicht viel höherem Druck als die Galle (S. 168) abgesondert. Dieselben Momente, welche den Abfluß der Galle in den Darm verhindern, können also auch den Erguß des Bauchspeichels in die Darmhöhle sistieren.

Der pankreatische Saft zeichnet sich vor den bisher betrachteten Verdauungsäften dadurch aus, daß er Enzyme enthält, die auf die drei Hauptgruppen organischer Nährstoffe: Kohlehydrate, Fette und Eiweißkörper eine chemische Wirkung ausüben. In gleicher Weise wie der Bauchspeichel selbst, zeigt auch

das aus dem Pankreas eines in Verdauung begriffenen Tieres dargestellte Wasser- oder Glycerinextrakt (S. 131) chemische Wirksamkeit.

Zunächst wandelt das Pankreasptyalin oder die Pankreasdiastase, die sich nach Brotgenuß am reichlichsten darin finden soll, Stärke außerordentlich energisch in Dextrin und Zucker um, und zwar erfährt nicht nur gequollene Stärke, Stärkekleister, sondern auch rohes Stärkemehl verhältnismäßig schnell diese Umsetzung. Zutritt von Magensaft vermag diese fermentative Wirkung nicht merklich zu beeinträchtigen, Zutritt von Galle nach Pawlow und Bruno sogar die Verzuckerung zu fördern. Ferner findet sich im Pankreassaft nach Röhmann ein Enzym, Maltase, welches Maltose in Dextrose (Traubenzucker S. 124) verwandelt, nach Weinland ein anderes, Laktase, das Milchzucker in Dextrose und Galaktose spaltet.

Auf die Nahrungsfette wirkt der Bauchspeichel (oder das Pankreasextrakt) in doppelter Weise, chemisch und physikalisch ein: er zerlegt, nach dem Funde von Cl. Bernard (1849), die Fette zum Teil in ihre Paarlinge, Fettsäuren und Glyzerin „fermentative Verseifung" (S. 132); ferner verteilt er die Fette zu feinsten Fetttröpfchen, bildet damit eine sogenannte Emulsion, eine undurchsichtige Flüssigkeit von weißem milchartigen Aussehen. Das fettspaltende Enzym heißt „Steapsin"; nach Pawlow soll es am reichlichsten nach Milchgenuß im Saft enthalten sein.

Erwärmt man gut ausgewaschene, neutral reagierende Butter mit einigen Tropfen alkalischen Bauchspeichels unter Zusatz von etwas Lakmuslösung auf 35° C., so färbt sich die blaue Mischung in kurzer Zeit rot, indem durch den Bauchspeichel aus dem Butterfett Buttersäure abgespalten wird. Die Rötung wird bei weiterer Digestion immer stärker, zum Beweise, daß die Fettspaltung nicht nur bei alkalischer, sondern sogar bei schwach saurer Reaktion des Gemisches erfolgt.

Die Fette sind im Wasser unlöslich; schüttelt man Wasser anhaltend mit flüssigem Fett, z. B. Olivenöl oder Lebertran, so gelingt es zunächst, das Oel durch die ganze Flüssigkeit zu verteilen. Sobald man mit dem Schütteln nachläßt, beginnen die Fetttröpfchen vermöge ihrer geringeren Dichte an die Oberfläche zu steigen, und bald lagert über dem Wasser eine gelbe Oelschicht. Um das schnelle Zusammenfließen und Aufsteigen der mittels Schüttelns durch die ganze Flüssigkeit verbreiteten Oeltröpfchen zu vermindern, gibt man der die Fetttröpfchen tragenden Grundflüssigkeit, dem sog. Menstruum, eine schleimige, kolloidale Beschaffenheit, indem man die Fette, anstatt in Wasser, in einer Lösung von Gummi oder Hühnereiweiß suspendiert. Mit solch zäheren Lösungen gelingt es, Fette und Oele durch Verreiben oder Schütteln so fein zu verteilen, daß die Fetttröpfchen längere Zeit in der Flüssigkeit suspendiert bleiben. Doch allmählich, schon im Verlaufe von $1/_2$—1 Stunde, steigen auch aus einem derartigen kolloiden Menstruum die Oeltropfen an die Oberfläche der Flüssigkeit. Die weiße Farbe solcher Emulsionen kommt dadurch zustande, daß das Licht an der Oberfläche jedes einzelnen dieser unzähligen kleinen Tröpfchen außerordentlich stark reflektiert wird. Solche Emulsionen

finden sich natürlich vorgebildet in der Milch vor, deren Fettröpfchen (Butterkügelchen) beim ruhigen Stehen allmählich an die Oberfläche steigen und dann den „Rahm“ bilden, ferner in vielen Pflanzensäften, z. B. im Milchsaft der Fukoideen, aus dem der Kautschuk gewonnen wird, im Saft des Schöllkrauts, der Wolfsmilch u. a. Haltbarer als die Emulsionen in kolloiden Menstruen sind die, welche mit ganz verdünnten ($^1/_4$—$^1/_2$ proz.) Aetzkali- oder Alkalikarbonatlösungen bereitet sind. Allein zur Herstellung derartiger Emulsionen bedarf es solcher Fette, wie wir sie in der Regel als Nahrungsfette schon präformiert zu uns nehmen, d. h. nicht (chemisch) reiner Naturfette, sondern solcher, die durch spontane Zersetzung unter dem Einfluß des Lichtes oder durch die mannigfachen Zubereitungsmethoden, denen z. B. die von uns genossenen fetthaltigen Speisen unterliegen, teilweise zerlegt, ranzig geworden sind, also neben Neutralfett bald mehr, bald weniger an freien Fettsäuren enthalten (S. 124).

Brücke hatte gemeint, daß zum Zustandekommen einer Emulsion im Falle ranziger, also freie Fettsäuren enthaltender Fette in alkalischen Flüssigkeiten äußere mechanische Kräfte, mindestens ein Schüttelstoß erforderlich ist. Dagegen hat Gad gezeigt, daß schon bei bloßer Berührung von ranzigem Oel, z. B. Lebertran, mit einer $^1/_4$—$^1/_2$ proz. Sodalösung, ohne weitere mechanische Kräfte, sich die schönste milchartige Emulsion bildet und zwar in solcher Menge, als man unter Anwendung äußerer mechanischer Kräfte erhalten würde. Es verbinden sich nämlich die in den Fetttröpfchen vorhandenen Fettsäuremoleküle vermöge ihrer Affinität nach und nach mit dem Alkali zur Seife, und von dieser überall zwischen den Fettmolekülen befindlichen Seifenlösung wird das übrige Oel zu einer Milch emulgiert. Ist im Verhältnis zu den Fettsäuren zu wenig Soda vorhanden, so kann von der Seifenlösung, nach I. Munk, der Ueberschuß der freien Fettsäuren als solcher emulgiert werden. Die Güte des Emulgiervermögens des Bauchspeichels ist hauptsächlich von seinem Gehalte an Alkalikarbonat sowie an freien Fettsäuren und Seifen abhängig, die sich durch Verbindung der durch das Pankreasenzym aus dem Fett abgespaltenen Fettsäuren mit dem Alkali des Bauchspeichels selbst und, im Körper innerhalb des Darmrohres, mit den Alkalien der Galle und des Darmsaftes bilden. Auch die Galle gibt vermöge ihres Gehaltes an gallensauren Alkalien und Seifen mit ranzigem Fett eine Emulsion, die indes schlechter, weniger haltbar ist, als die durch den Bauchspeichel hergestellte. Dagegen stört die Galle nicht nur nicht, vielmehr befördert sie sogar nach v. Nencki und Pawlow die Fettspaltung, indem bei Zusatz von Galle 3—10 mal mehr Fett gespalten wird, als ohne Galle. Ebenso löst Galle freie Fettsäuren, am reichlichsten Oelsäure, sowie ein wenig Kalk- und Magnesiaseifen.

Auf die koagulierten Eiweißkörper wirkt der Bauchspeichel oder das Pankreasextrakt eines in der Verdauung begriffenen Tieres sehr energisch lösend und zwar, da hier eine freie Säure nicht vorhanden ist, ohne vorgängige Quellung, vielmehr erweist

sich Zusatz von kohlensaurem Alkali, das ja auch im Bauchspeichel vorkommt, als die Verdauung beschleunigend; am besten geht die Fibrinverdauung in einem Pankreasauszuge vor sich, der ½ pCt. Natriumkarbonat enthält. Das eiweißlösende oder besser eiweißspaltende Enzym nannte Kühne „Trypsin". Unter der Einwirkung des Bauchspeichels auf Fibrin, wie auf andere Eiweißstoffe, entstehen zunächst Albumosen und Peptone. Diese durch das Pankreas gebildeten Stoffe unterscheiden sich von den Magenalbumosen und -peptonen (S. 146) in einzelnen Eigenschaften: sie sind gleichfalls im Wasser löslich und geben, mit Natronlauge und tropfenweise mit einer dünnen Kupferlösung versetzt, in der Kälte eine tiefrote bis purpurrote Farbenreaktion. Bei weiterer Digestion werden auch die Albumosen und Peptone zerlegt. Alsdann treten eine Reihe von amidartigen Körpern auf, sog. Amidosäuren: Leucin (Amidokapronsäure), Tyrosin (Phenyloxamidopropionsäure) Asparaginsäure (Amidobernsteinsäure), Glutaminsäure (Amidopyroweinsäure) u. a., ein wenig Lysin, endlich eine Substanz, die sich mit Bromwasser rötlich-violett färbt, Tryptophan genannt. Weiterhin treten in einem alkalischen Pankreasgemische tiefer greifende Zersetzungen unter mächtiger Gasentwickelung und Dunkelfärbung der Flüssigkeit auf, die sich für den Geruch schon als Fäulniswirkungen dokumentieren. Es entstehen verschiedene flüchtige Fettsäuren, ferner eine Reihe von, der aromatischen Gruppe angehörigen Verbindungen (S. 184): Phenol, Indol und Skatol; dem Skatol verdankt das Gemisch seinen äußerst penetranten fäkalartigen Geruch. Der Bauchspeichel und der wässrige Pankreasauszug bilden bei alkalischer Reaktion eine außerordentlich günstige Brutstätte für die rapide Entwickelung der fast überall in der Luft schwebenden, sowie mit den Nahrungsmitteln eingeführten Fäulniskeime, daher man auch in einem alkalisch gemachten, wässrigen Pankreasauszuge so außerordentlich rasch, besonders bei Bluttemperatur (ca. 40°), Fäulnisprozesse auftreten sieht. Auf diese durch das Pankreas angeregten und unterhaltenen Fäulniswirkungen gehen wir besser bei der Frage von der Umwandlung und den weiteren Schicksalen der Nährstoffe im Darm ein; dort (S. 183) sollen auch die einzelnen hierbei gebildeten Produkte besprochen werden. Schwach saure Reaktion des Gemisches stört zwar kaum die Trypsinwirkung, verzögert aber den Eintritt bezw. den Ablauf der Fäulnis. Gegenwart von Galle fördert die Trypsinwirkung (Rachford).

Nach Heidenhain enthält das lebende Pankreas nicht Trypsin präformiert, sondern nur ein Zymogen, d. h. eine Vorstufe desselben, „Trypsinogen", aus dem das Trypsin erst abgespalten wird. Das unmittelbar nach der Tötung des Tieres hergestellte Glyzerinextrakt des Pankreas verdaut Fibrin nicht; durch 24stündiges Liegen an der Luft, Verdünnen des unwirksamen Glyzerinauszuges mit vielem Wasser, Behandeln des Pankreas mit sehr verdünnter Essigsäure in der Wärme wird das Trypsin abgespalten. Im lebenden Körper tritt diese Umwandlung des Zymogens des Pankreassaftes in das wirksame Trypsin durch einen im Darmsaft vorhandenen Körper ein, den Pawlow Enterokinase

genannt hat; diese ist nicht immer im Darmsaft vorhanden, sondern wird erst sezerniert, wenn der Pankreassaft in den Darm gelangt. Sie ist nicht mit dem Sekretin identisch. Das Trypsinogen des Pankreassaftes erzeugt also erst die Enterokinase, durch die es selbst gespalten wird. Nach Pawlow und seinen Schülern wird nach Brot- und Milchgenuß ein reichlicher Saft sezerniert, der viel Trypsinogen, aber kein Trypsin enthält; Fleischkost ruft einen spärlichen Saft hervor, in dem nur Trypsin, kein Trypsinogen sich findet. Nach Delezenne und Frouin u. A. enthält aber der Saft, wenn man ihn vor Berührung mit der Darmschleimhaut schützt, immer nur Trypsinogen, nie Trypsin. Auch in der lebenden Drüse selbst soll eine Aktivierung des Trypsinogens durch einen in der Milz gebildeten und durch das Blut in das Pankreas gelangenden Körper stattfinden (Schiff, Herzen). Das Ptyalin scheint als solches im Pankreassaft vorhanden zu sein, dagegen wird das Steapsin auch erst aus einer Vorstufe gebildet, und zwar durch die Galle.

Leucin $C_6H_{13}NO_2$, Amidokapronsäure $C_5H_{10}(NH_2).COOH$, findet sich als normaler Bestandteil außer im Pankreas und dessen Saft noch in der Leber, Milz u. a., entsteht auch bei längerem Kochen von Eiweiß mit verdünnten Mineralsäuren oder beim Schmelzen mit Aetzkali und bei der Fäulnis. Perlmutterglänzende Blättchen, löslich in Wasser, fast unlöslich in kaltem Alkohol und Aether. Aus der heißen alkoholischen Lösung fällt es beim Erkalten kristallinisch aus. Es verbindet sich sowohl mit Säuren als mit Basen. Beim Erhitzen mit Jodwasserstoff zerfällt es zu Ammoniak und Kapronsäure.

Tyrosin $C_9H_{11}NO_3$, seiner (durch Synthese von Erlenmeyer und Lipp festgestellten) Konstitution nach eine Phenyloxyamidopropionsäure $C_6H_4.HO.CH_2.CH(NH_2).COOH$, findet sich meist in Begleitung von Leucin (auch im alten Käse *τυρός*, daher der Name) und entsteht wie letzteres aus dem Eiweiß beim Kochen mit Säuren. Weiße lange Nadeln, schwer löslich in kaltem, ziemlich leicht löslich in kochendem Wasser, unlöslich in Alkohol und Aether. Erhitzt man eine sehr verdünnte Lösung von Tyrosin mit salpetersaurem Quecksilberoxyd, das eine Spur salpetrigsauren Oxyds enthält (Millon's Reagens), so färbt sie sich schön rot, weiterhin entsteht ein braunroter Niederschlag. Diese Reaktion ist außerordentlich empfindlich. Die nämliche Reaktion der Eiweißstoffe (S. 13) wird der in diesen vorhandenen Tyrosingruppe zugeschrieben.

Asparaginsäure $C_4H_7NO_4$, Amidobernsteinsäure $C_2H_3(NH_2).(COOH)_2$. Seidenglänzende rhombische Kristalle, in kaltem Wasser und Weingeist schwer, in siedendem Wasser leicht löslich. Sie entsteht ebenfalls bei der Zersetzung von Eiweiß-, Leim- und Hornstoffen durch verdünnte Schwefelsäure.

Lysin $C_6H_{14}N_2O_2$, von Drechsel zuerst als Spaltungsprodukt des Kaseïns, später auch als Spaltungsprodukt verschiedener Proteine aufgefunden.

Da bei der ohne Mitwirkung des Pankreas, durch Fäulniskeime allein angeregten Fäulnis des Eiweiß Peptone, Amidosäuren, Indol, Phenol u. a. entstehen, hat man eine spezifische Wirkung des Trypsins ganz leugnen und alle bei der Pankreasverdauung gebildeten Substanzen als Fäulnisprodukte deuten wollen. Diese Anschauung widerlegt Kühne's Beobachtung, wonach in einem Pankreasextrakte, in dem vermöge des Zusatzes von Salicylsäure (Chloroform oder Toluol) Fäulnisvorgänge nicht auftreten, Peptone und Amidosäuren als Verdauungsprodukte nachweisbar sind.

Auf die Albuminoide (S. 15) wirkt das Trypsin in verschiedenem Grade ein. Leim wird gelöst und in sog. Leimpeptone (S. 148) verwandelt, dagegen die leimgebende Substanz (Bindegewebe) nicht direkt, sondern erst, wenn sie mit warmem Wasser behandelt oder durch verdünnte Säuren gequollen ist. Die elastische Substanz und die Membranen der Fettzellen werden ebenfalls gelöst. Dagegen ist Trypsin auf Keratin (Hornsubstanz) und Chitin ohne Einfluß. Nukleine (S. 26) werden von Trypsin unter Abspaltung von Nukleinsäuren peptonisiert. Oxyhämoglobin wird von Trypsin unter Abspaltung von Hämatin gelöst und in Pepton übergeführt. Das (reduzierte) Hämoglobin wird nach Hoppe-Seyler weder durch Trypsin, noch durch Fäulnis angegriffen.

Darmsaft.

Im ganzen Verlaufe des Dünn- und Dickdarms tritt zu den bereits besprochenen Sekreten noch der sog. Darmsaft (succus entericus) hinzu, welcher von den durch die ganze Schleimhaut dichtgedrängt stehenden kleinen tubulösen Drüsen, den Lieberkühnschen Drüsen geliefert wird. Daneben finden sich, am reichlichsten im Anfangsteil des Duodenum, doch auch durch das ganze Duodenum verbreitet (beim Pferde, wenn auch sparsamer, sogar im Anfangsteil des Jejunum, etwa bis 7 Meter hinter dem Pylorus) die in die Submukosa eingebetteten, aus vielfach verzweigten Gängen bestehenden, zusammgesetzten tubulösen Brunner'schen Drüsen. Den Darmsaft frei von Beimengung der Galle und des Bauchspeichels zu erlangen, gelingt noch am besten durch Anlegung einer Darmfistel.

Von einer Dünndarmschlinge wird ein etwa 30—50 cm langes Stück ausgeschnitten, das zurückgebliebene obere und untere Darmende mit einander genau vernäht, sodaß der Darm wegsam bleibt und nur um das ausgeschnittene Stück verkürzt ist. Das aus seiner Kontinuität getrennte, aber in Verbindung mit seinem Mesenterium gelassene Darmstück wird sorgfältig entleert, dann das eine Ende durch die Naht verschlossen, die Ränder des anderen offenen Endes in die Wunde der Bauchnaht eingenäht und mit ihr zum Verheilen gebracht (Thiry'sche Fistel); oder man leitet beide offene Enden des ausgeschnittenen Darmstückes nach außen und läßt beide in der Bauchwunde einheilen (Vella'sche Fistel). Man hat so eine vom übrigen Darm isolierte, nach außen sich öffnende Darmschlinge, in welcher der sich ansammelnde Inhalt dem Sekrete der Lieberkühn'schen (und event. der Brunner'schen Drüsen entstammt.

Bei nüchternen Tieren findet fast keine Absonderung statt, die Sekretion beginnt, nach Heidenhain, schon in der 1. Verdauungstunde, der Höhepunkt schwankt zeitlich je nach der Menge und Beschaffenheit der Nahrung und fällt meist auf die 6. bis 7. Stunde. Injektion von 0·1 proc. Salzsäure, also von dem Säuregrade des aus dem Magen in den Darm übertretenden Chymus, steigert die Sekretion. Der in spärlicher Menge gewonnene Saft ist nach Röhmann, je nachdem er von den oberen oder unteren Dünndarmpartieen herrührt, bald schleimig, gallertähnlich, bald

mehr dünnflüssig und mit gallertähnlichen Klümpchen durchsetzt, gegen Lackmus stark alkalisch, von ca. 1·01 spez. Gewicht, mit $1^1/_4$—$2^1/_2$ pCt. fester Stoffe. Neben in der Hitze gerinnbarem Eiweiß findet sich darin Mucin, unter den anorganischen Salzen vorwiegend Natriumkarbonat, zu 0·4 pCt. (daher der Saft mit Säuren aufbraust), und Kochsalz. Extrakte der Brunner'schen Drüsen verdauen Eiweiß in alkalischer, nach Glässner auch in neutraler und saurer Lösung, wie das Pseudopepsin im Pylorus (S. 148). Demant, Frick, K. B. Lehmann u. a. haben eine nennenswerte verdauende Einwirkung des Darmsaftes von Karni-, Herbi- und Omnivoren weder auf Eiweißkörper noch auf Fette konstatieren können. Am ehesten noch wird Stärkekleister vom Darmsaft in Zucker übergeführt und Rohrzucker invertiert, d. h. in ein Gemenge von (stark reduzierendem) Trauben- und Fruchtzucker umgewandelt (S. 124) Neuerdings hat Cohnheim ein Enzym, Erepsin, gefunden, das zwar nicht native Eiweißkörper (ausgenommen Kaseïn), wohl aber Albumosen und Peptone unter Bildung von Mono- und Diamidosäuren spaltet. Die schleimabsondernden Dickdarmdrüsen enthalten viele schleimbildende Becherzellen, die in den Dünndarmdrüsen sich nur vereinzelt finden. Die Bedeutung des Darmsaftes ist, abgesehen von seiner, den Bauchspeichel unterstützenden diastatischen, proteolytischen und seiner invertierenden Wirksamkeit, einmal in dessen hohem Gehalt an Natriumkarbonat zu suchen, insofern dieser zur Neutralisierung und Alkalisierung des sauren Chymus, sowie zur Seifenbildung mit den vom Bauchspeichel abgespaltenen Fettsäuren und damit auch zur Emulgierung des Fettes (S. 172) beiträgt, sodann nach Hoppe-Seyler in dem Mucingehalt, insofern das Mucin durch Fäulnis nicht angegriffen wird, eine schützende Decke für die Darmepithelien bildet und das Gleiten der festen Massen im Darm und die leichte Fortbewegung derselben befördert.

Darmverdauung.

Schicksale der aus dem Magen in den Darm übergetretenen Nährstoffe. Das salzsaure Gemisch der gelösten und ungelösten Stoffe, das als Chymus (S. 153) in das Duodenum übertritt, trifft sehr bald mit der Galle zusammen. In Folge der sauren Reaktion wird zunächst aus den gallensauren Alkalien die schwer lösliche Glykocholsäure, ferner das Mucin ausgefällt, und damit fallen auch die in der Galle nur durch die gallensauren Alkalien in Lösung gehaltenen Stoffe, das Bilirubin und Cholesterin nieder und bilden einen dicken, zähen, harzigen, gelben Niederschlag, welcher der Dünndarmschleimhaut anhaftet. Andererseits fällt die in Folge der sauren Reaktion frei gewordene Taurocholsäure die nicht peptonisierten Eiweißkörper, das koagulierbare Albumin und das Acidalbuminat quantitativ aus (nur die Albumosen [S. 147] und die Peptone bleiben in Lösung) und damit auch das Pepsin, das, wie alle Enzyme, sich feinverteilten Niederschlägen

anderer Substanzen, die in seinen Lösungen erzeugt werden, hartnäckig anhängt (S. 131). Mit der Ausfällung des Pepsins hört dessen fernere Wirksamkeit auf; dieser Umstand ist deshalb von Bedeutung, weil Pepsin in saurer Lösung das Trypsin so zu sagen verdaut und zerstört. Von diesem Momente ab beginnt die Trypsinverdauung, die auch in schwach sauren Lösungen vor sich geht (S. 176). Indes darf man der eben geschilderten Wirkung der Galle auf den Chymus für die weitere Verdauung keine entscheidende Bedeutung zuerkennen, weil, wie die Erfahrungen an Gallenfisteltieren, bei denen keine Spur Galle in den Darm gelangt, lehren, diese Wirkung der Galle auf den Chymus fortfallen kann, ohne daß dadurch sichtbare Nachteile hervorgerufen werden.

Die saure Reaktion des Gemisches von Chymus und Galle geht auf dem Weg vom Duodenum bis zum Ileum in Folge der Sättigung der freien Säure durch das Alkali des zuströmenden Bauchspeichels und Darmsaftes in die neutrale über (I. Munk). Sobald die Reaktion neutral wird, löst sich der harzige Gallenniederschlag allmählich wieder. Der Speisebrei zeigt im Anfang des Dünndarms an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Schichten eine wechselnde Reaktion: zuerst noch überall sauer, wird er sehr bald in den der Darmwand anliegenden Partien neutral, aber nicht alkalisch. Weder beim Karnivoren noch beim Omnivoren reagiert nach I. Munk der Inhalt das Duodenum, Jejunum oder Ileum unter irgendwelchen Bedingungen der Fütterung jemals alkalisch, wenigstens bei Benutzung der für CO_2, sowie für freie Fettsäuren empfindlichen Indikatoren. Im Dünndarm finden dann diejenigen Veränderungen des Speisebreies statt, welche der Bauchspeichel herbeizuführen vermag: sowohl die gequollene als die rohe Stärke, soweit diese aus Pflanzenzellen extrahierbar ist, wird in Zucker, ein Teil davon weiter in Essigsäure und Milchsäure verwandelt, das noch unangegriffene Eiweiss geht in Albumosen nud Peptone, weiterhin in Leucin und Tyrosin über, die Fette werden teils gespalten und in Seifen (Natronseifen) übergeführt, teils emulgiert, sodaß ein großer Teil der bisher noch unangegriffenen Nährstoffe des Speisebreies in lösliche Stoffe oder doch in zum Uebergang in die Körpersäfte geeignete feinste Tröpfchenform übergeführt wird. Von dem gesamten Nahrungseiweiß werden, nach v. Nencki's Ermittelungen an einer Darmfistel beim Menschen, im Dünndarm volle $^6/_7$ verdaut und in die Säfte übergeführt, sodaß höchstens nur noch $^1/_7$ für den Dickdarm übrig bleibt. Um die Leistung der Darmverdauung gebührend zu schätzen, erinnere man sich, daß bei geeigneter Auswahl der Nahrung auch der Ausfall der Magentätigkeit die Gesamtverdauung nicht nachweislich beeinträchtigt (S. 151).

Länge und Kapazität des Darmkanals bei den Säugetieren. Es verhält sich die Länge des Darmkanals zur Körperlänge, von der Nase bis zum After gemessen, bei

Schaf und Ziege	wie 26 : 1	Mensch[1]	wie 7 : 1
Rind	„ 20 : 1	Hund	„ 5 : 1
Schwein	„ 16 : 1	Katze	„ 4 : 1
Pferd	„ 12 : 1		

Demnach ist der Darm der Herbivoren außerordentlich viel länger, als der der Omnivoren und Karnivoren. Nur das Pferd macht eine Ausnahme, insofern sein Darm verhältnismäßig kürzer ist, als der des Schweins; dafür sind beim Pferdedarm die Weite, die Kapazität und die Ausbuchtungen stärker entwickelt als beim Schwein. Vergleicht man die Kapazität des Darmkanals (excl. Magens), so findet man für das

Rind	80 Liter
Pferd	200 „
Schwein	27 „
Hund	8 „

Hier stoßen wir auf die größte Kapazität beim Darm der Herbivoren, auf die kleinste bei den Karnivoren, in der Mitte zwischen beiden stehen die Omnivoren. Daß die Kapazität des Pferdedarms $2\,{}^1/_2$ mal so groß ist, als die des Rinderdarms, kann nicht befremden, wenn man sich erinnert, daß dafür die Mägen des Rindes eine Kapazität von ca. 200 Liter besitzen (S. 157), während die des Pferdemagens nur 10—18 Liter beträgt, so daß die Kapazität des Magens und Darms beim Rinde immer noch größer ist, als beim Pferde. Dem gegenüber beträgt die Oberfläche der Darmschleimhaut beim

Rind	15 qm
Pferd	15·5 „
Schwein	3 „
Hund	0·5 „

Auch hier rangiert der Herbivorendarm zu oberst, der der Karnivoren zu unterst, der der Omnivoren steht in der Mitte. Schon bei der allgemeinen Betrachtung der Aufgaben, die den mechanischen und chemischen Hülfsmitteln für die Verdauung zugedacht sind (S. 128), ist angedeutet worden, weshalb die in feste Cellulosekapseln eingeschlossenen und daher schwer auszulaugenden pflanzlichen Futtermittel eines so viel längeren Aufenthaltes im Darm behufs Extraktion der für den Körper verwertbaren Stoffe benötigen. Die außerordentlich große Länge und Kapazität des Herbivorendarms sichert das längere Verweilen der Futterstoffe, ferner können die lange Zeit hindurch im Darm angehäuften Futtermassen weiteren chemischen Prozessen unterliegen, insbesondere den Fäulnisprozessen (S. 183), deren wir schon beim Bauchspeichel als im Gefolge seiner länger dauernden Einwirkung auf die organischen Nährstoffe gedacht haben (S. 176). Bemerkenswert ist endlich die Vergleichung der Kapazität des Magens und des Darms; nach Neumayer beträgt das Verhältnis der Magen- zur Darmkapazität beim

Hund	1 : 0·7 bis 0·5
Mensch	1 : 2
Kanischen	1 : 8

[1]) Das häufig angeführte Verhältnis 6 : 1 bezieht sich auf die Länge des Darms zur gesamten Körperlänge (vom Scheitel bis zur Sohle) und ist daher beim Vergleich mit den anderen Säugetieren nicht verwertbar.

Darmperistaltik. Während der Speisebrei im Dünndarm chemischen Veränderungen unterliegt, wird er, gleichwie dies bei der Speiseröhre beschrieben worden ist (S. 142), durch peristaltische Bewegungen der glatten Muskelfasern der Darmwand in der Richtung vom Pylorus zum Dickdarm langsam und allmählich fortbewegt, und zwar bilden die Kontenta, auch die gasförmigen, den Bewegungsreiz, der durch Leitung von Muskelzelle zu Muskelzelle die peristaltische Welle erzeugt, daher ceteris paribus eine absolut leere Darmschlinge nach Nothnagel auch in Ruhe bleibt. Die Kontraktionen der Ringmuskeln verengern das Darmrohr, die der Längsmuskeln verkürzen und erweitern es (Exner). Neben der peristaltischen, in der Richtung vom Pylorus nach dem After fortschreitenden Wellenbewegung, deren Fortpflanzungsgeschwindigkeit innerhalb so weiter Grenzen schwankt, daß 1 cm Weg in $1/_2$ bis 10 Minuten zurückgelegt wird, erfolgen, wie besonders Grützner erwiesen, hin- und zurückgehende pendelartige Bewegungen des Darminhalts, zumal wenn dieser genügend flüssig ist. Beobachtungen an Darmfisteln beim Menschen lehren, daß frühestens nach 2 Stunden der Chymus die Grenze des Dickdarmes erreicht. Während nun der Darminhalt abwärts rückt, verschwindet, wie dies schon im Magen der Fall ist, ein Teil der in Lösung gegangenen Stoffe aus dem Darmrohr; er geht, wie weiterhin noch eingehender betrachtet werden soll, durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte über. Es nimmt also die Menge des Speisebreies auf dem Wege vom oberen zum unteren Darmende hin allmählich ab.

Bei den Karnivoren stößt man in dieser Hinsicht auf ein eigentümliches Verhalten. Denn gleichviel zu welcher Zeit der Verdauung man einen gut gefütterten Hund untersuchen mag, niemals findet man seinen Dünndarm mit Inhalt prall gefüllt, auch auf der Höhe der Verdauung zwischen der 3. und 10. Stunde nach der Futteraufnahme zu einer Zeit, wo die Resorption im vollsten Gange ist, findet man keinen wesentlichen, das Darmrohr erfüllenden Inhalt, nur einen gallig gefärbten, zähen, der Wandung anhaftenden Belag. Der Dünndarm erscheint daher nicht als ein gefülltes Rohr, sondern als ein mehr oder weniger abgeplatteter Cylinder: Jejunum oder Leerdarm. Offenbar besteht hier eine Regulationsvorrichtung eigentümlicher Art, infolge deren nur soviel aus dem Magen in den Darm geworfen wird, als dieser verarbeiten bez. durch seine Wand hindurchtreten lassen kann (S. 152), daher niemals ein beträchtlicher Inhalt das Lumen des Dünndarms erfüllt. Diese Regulation wird durch Vermittelung von Nerven bewerkstelligt und, wie es scheint, durch den Füllungsgrad des Dünndarmes ausgelöst.

Gärungprozesse im Darm. Je weiter der Speisebrei im Dünndarm abwärts rückt, desto mehr gehen die eigentlichen Verdauungsvorgänge in Gärungs- und Fäulnisprozesse über, und zwar trifft hier im allgemeinen die Regel zu, daß diese Prozesse nur in geringem Umfange bei den Karnivoren, reichlicher schon bei den Omnivoren, in sehr großer Extensität bei den Herbivoren ablaufen.

Die aus niederen Lebewesen (organisierte Fermente. S. 130) bestehenden Gärungserreger entstammen der Außenwelt; sie werden mit der Nahrung und mit der verschluckten Luft in den Darm eingeführt, kommen daher im Darm des Fötus, wenigstens bis zur Geburt, nicht vor. Der Hauptsitz dieser Gärungen ist bei Pflanzenfressern der Dickdarm, und zwar dessen erster Abschnitt, der Blinddarm.

Es zeigt sich hier das interessante Verhältnis, daß bei denjenigen Tieren, welche, wie die Wiederkäuer, Vormägen besitzen, in denen die Futterstoffe länger verweilen und Macerations- und Gärungsprozessen unterliegen (S. 156), nur ein kurzer Blinddarm vorhanden ist; bei denjenigen Herbivoren aber, welche nur einen einfachen Magen haben, wie z. B. die Einhufer, und bei denen die Futterstoffe in kurzer Zeit den Magen und Dünndarm passieren, sich ein außerordentlich entwickelter Blinddarm findet, beim Pferde ein solcher von 1 m Länge und bis zu 30 Liter Kapazität, also fast der doppelten Kapazität des Magens. Hier kommt noch das die Gärungen begünstigende Moment hinzu, daß die Futtermassen, welche in 12—20 Stunden in den Blinddarm gelangen, dort 24 Stunden stagnieren, ehe sie aus dem Blindsack des Coecum wieder in das Colon gelangen und weiter abwärts fortbewegt werden.

Beim Menschen und bei den Fleischfressern ist der Hauptsitz dieser, in Vergleichung zu den Herbivoren, nur wenig umfangreichen Fäulnisprozesse der aufsteigende und quere Abschnitt des Dickdarms, während die Gärung der Kohlehydrate schon im Dünndarm vor sich geht. Sobald die Salzsäure des Magenchymus durch die Alkalien der zuströmenden Galle, des Bauchspeichels und Darmsaftes abgestumpft ist (S. 179), können gewisse aus der Luft und Nahrung stammende Kleinlebewesen einen Teil von Amylum resp. Dextrin und Zucker des Chymus in saure Gärung (S. 130) überführen, wobei der Hauptsache nach Essigsäure $C_2H_4O_2$ und Milchsäure $C_3H_6O_3$ entstehen; dadurch wird die Reaktion im Dünndarm des Menschen bei gemischter Kost in der Regel wieder sauer und das hat den nicht zu unterschätzenden Vorteil, daß durch jene organischen Säuren, in gewissem Grade auch durch die aus den gallensauren Salzen frei gewordenen Säuren, die eigentliche Eiweißfäulnis, die wertvolles Nahrungsmaterial zu wertlosen Produkten umsetzt, gehemmt wird und erst sich entwickeln kann, wenn im Anfang des Dickdarms die saure Reaktion neutralisiert und alkalisiert wird.

Die Fäulnis- und Gärungsprozesse werden begünstigt durch einen reichlichen Wassergehalt, alkalische Reaktion des Gemisches, Gegenwart des Bauchspeichels, Abwesenheit von Sauerstoff bezw. Luft, höhere Temperatur (um 40° C.), alles Momente, die der Dickdarm der Omnivoren und des Menschen meist, der der Herbivoren ausnahmslos darbietet. Soweit also die im Speisebrei enthaltenen Stoffe noch nicht gelöst und aus der Darmhöhle verschwunden sind, unterliegen sie den Gärungsprozessen.

Bei der Fäulnis des Eiweiß entstehen im Darm, wie außerhalb des Körpers, außer Amidosäuren (S. 176) und Ammoniak,

Essig-, Butter-, Valerian- und Bernsteinsäure, Kohlensäure, Wasserstoff, Methylmerkaptan und Schwefelwasserstoff; nach den Untersuchungen von v. Nencki, Baumann, Salkowski, Brieger u. A. Phenol, resp. Kresol, Indol, Skatol, Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure (Hydrozimtsäure), sämtlich Körper der aromatischen Reihe, deren Bildung durch die Fäulnis um so merkwürdiger ist, als diese Substanzen schon in geringen Mengen fäulniswidrig, antiseptisch wirken; wahrscheinlich wird weiterhin durch sie, und zwar in noch viel stärkerem Grade als durch die bei der Gärung der Kohlehydrate frei werdenden organischen Säuren, die Fäulnis verzögert bezw. zum Stillstand gebracht.

Phenol (Karbol) C_6H_6O, das Hydroxyl des Benzol $C_6H_5.OH$, in weißen Nadeln und langen Prismen kristallisierend, in Wasser zu 6 pCt. löslich, in Alkohol leicht löslich, gibt mit Eisenoxydsalzen eine violette Färbung, die durch Säuren aufgehoben wird, und mit Bromwasser einen Niederschlag von weißem Mono- und Dibromphenol; fügt man weiter Bromwasser hinzu bis zur schwachen Gelbfärbung des Gemisches, so entsteht Tribromphenol $C_6H_2Br_3.OH$. Die Bromreaktion gelingt noch bei 1 T. Phenol auf 50000 T. Wasser.

Kresol C_7H_8O, das Methylsubstitutionsprodukt des Phenol $C_6H_4(CH_3).OH$, farblose Prismen von phenolartigem Geruch, in Wasser schwer löslich, gibt mit Eisenoxydsalzen eine blaue Färbung.

Indol C_8H_7N, in Wasser sehr schwer, in Alkohol und Aether leicht löslich, färbt sich in Wasser gelöst mit verdünnter rauchender Salpetersäure blutrot und gibt bei größerer Konzentration eine rote Fällung von Nitrosoindol.

Skatol C_9H_9N [Methylindol $C_8H_6(CH_3)N$], weiße Kristalle, in Wasser noch schwerer löslich als Indol. Seine wässrige Lösung gibt, mit verdünnter rauchender Salpetersäure versetzt, eine milchige Trübung. Beim Durchleiten von Skatol durch ein glühendes Rohr entsteht Indol. Beide Stoffe können nach A. Bayer auch aus Indigo dargestellt werden.

Ein Teil der bei der Gärung der Kohlehydrate entstandenen Säuren, hauptsächlich Essig- und Milchsäure (daneben auch etwas Propionsäure $C_3H_6O_2$, Buttersäure $C_4H_8O_2$, Kapronsäure $C_6H_{12}O_2$) bleibt in dem Fäulnisgemisch nur vorübergehend bestehen; so zerfällt Essigsäure, wenn auch schwer, in Kohlensäure und Grubengas, Milchsäure in Buttersäure, CO_2 und H (S. 159).

Die Fette endlich, soweit sie nicht aus dem Darmrohr verschwunden sind, zerfalllen durch Gärungsprozesse (wie durch den Bauchspeichel) in ihre Paarlinge: Fettsäuren und Glyzerin, von denen die ersteren nicht weiter angegriffen werden, während das Glyzerin analoge Umsetzungen, wie die Kohlehydrate, zu erleiden scheint. Residuen der Fettsäuren, soweit sie nicht durch die Darmwand in den Körper übergetreten sind, verbinden sich mit den im Darm vorhandenen Erdsalzen zu Kalk- und Magnesiaseifen, die sich dann auch zumeist im Kot vorfinden.

Reduktionsvorgänge. Der bei der Eiweißfäulnis und der Buttersäuregärung der Kohlehydrate frei werdende Wasserstoff wirkt in statu nascendi kräftig reduzierend: infolge davon werden die letzten Reste des Luftsauerstoffes

in Wasser verwandelt, im Chymus vorhandene Sulfate zu Sulfiden ($FeSO_4$ zu FeS), Oxyde zu Oxydulen (Fe_2O_3 zu FeO) reduziert. Der bei der Eiweißfäulnis frei werdende H_2S wandelt Metallsalze in Sulfide um, so Quecksilbersalze, z. B. Hg_2Cl_2 zu Schwefelquecksilber HgS.

Durch die Fäulnis- und Gärungsprozesse werden nur wenig angegriffen: die Mucine (Schleimstoffe des Speichels, der Magen- und Darmschleimhaut, der Galle und des Darmsaftes).

Bei der Mannigfaltigkeit, in der die Fäulnisprozesse mit und neben einander ablaufen können, ist leicht verständlich, daß die Reaktion des Darminhaltes an verschiedenen Stellen sich verschieden erweist. Häufig in der Nähe der Darmwand neutral, zeigt der Darminhalt in der Mitte saure Reaktion, insbesondere nach einer an Amylaceen reichen Nahrung infolge der sauren Gärung der Kohlehydrate. Sehr bemerkenswert ist es indes, daß der Inhalt des so geräumigen Blinddarms beim Pferde in der Regel eine (gegen Lackmus) alkalische Reaktion darbietet; es findet also in der Norm die saure Gärung der Kohlehydrate darin nur in so beschränktem Maße statt, daß die gebildeten Säuren durch das Alkali der Galle, des Bauchspeichels und des Darmsaftes bezw. NH_3 des faulenden Eiweiß neutralisiert werden können. Dagegen zeigt der Blinddarminhalt des Kaninchens meist eine saure Reaktion.

Der Fäulnisgärung im Darm unterliegt auch die Cellulose. Weder der Mundspeichel, noch der Magensaft, noch die Galle, noch endlich der Bauchspeichel greifen die Cellulose an, selbst nicht nach tagelanger Digestion bei 40°, wofern nicht im Verdauungsgemisch Fäulnis auftritt. Nur im Darmsaft der Körnerfresser haben Brown und Morris, ebenso bei Schnecken Biedermann ein Cellulose-lösendes Enzym nachgewiesen. Nach Versuchen von Hoppe-Seyler und Popoff werden bei der Fäulnisgärung von Cellulose reichliche Mengen von Kohlensäure und Sumpfgas (CH_4) gebildet, und da wir dem Sumpfgase fast regelmäßig im Dickdarm, nicht selten schon im Dünndarm der Herbivoren und, aus dieser Quelle stammend, unter den gasigen Ausscheidungen (S. 82) dieser Tiere begegnen, so liegt es nahe, daß dieses Gas der Gärung der Cellulose im Darm seine Entstehung verdankt. Bei den Wiederkäuern geht die Mazeration und Fäulnis der Cellulose, wohl unter Mitwirkung des Maulspeichels, schon im Pansen vor sich, worauf schon dessen Gehalt an CH_4 hinweist (S. 159); für in Pansenfisteln eingeführte Cellulose hat V. Hofmeister deren teilweise Auflösung dargetan. Für das Pferd wird wohl der Dickdarm allein und in erster Linie der Blinddarm die Angriffstelle für die Cellulose sein. Nach Tappeiner's Versuchen zerfällt die Cellulose durch Gärung in CO_2 und CH_4, beides für den Körper unverwertbare Gase, und daneben werden flüchtige Fettsäuren: Essigsäure, Buttersäure u. a. gebildet, die durch ihren Zerfall dem Körper zugute kommen. Auch im Darm des Menschen unterliegt die feine Cellulose der jungen Gemüse zum Teil dieser Gärung.

Je weiter abwärts der Chymus rückt, desto mehr Wasser verschwindet aus ihm, desto fester wird der Darminhalt, und damit wird den Gärungs- und Fäulnisprozessen eine der für ihr Zustande-

kommen wirksamsten Bedingungen entzogen. Im Dickdarm erfolgen die peristaltischen Bewegungen langsam, sodaß der mehr und mehr eingedickte Inhalt in den durch die halbmondförmigen Schleimhautfalten gebildeten zelligen Ausbuchtungen (haustra coli) eine Zeit lang liegen bleibt und nur ganz allmählich weiter abwärts rückt.

Wirkung und Schicksale der Galle im Darm. Auf Eiweißstoffe wirkt die Galle gar nicht, auf Stärkekleister nur wenig ein (S. 171). Dagegen befördert die Galle die Emulgierung der Fette, indem sich ihre Alkalisalze z. T. mit den durch den Bauchspeichel aus den Fetten abgespaltenen Fettsäuren zu Seifen verbinden, auch emulgiert die Galle selbst Fette, wenn auch viel schlechter, als der Bauchspeichel, und löst freie Fettsäuren und z. T. deren Kaliseifen. Ferner ist in Anschlag zu bringen, daß bei Gegenwart von Galle die Fettspaltung durch den Bauchspeichel in größerem Umfange erfolgt, als ohne Galle (S. 175). Die Bedeutung der Galle für die Neutralisierung des sauren Chymus und die durch Ausfällung des Pepsins nunmehr ermöglichte Trypsinverdauung ist gleichfalls gewürdigt worden (S. 176). Hat man einem Hunde, nach vorgängiger Absperrung des Duct. choledochus vom Darm, eine mit der Wunde der Bauchwand zur Verheilung gebrachte Gallenblasenfistel angelegt, sodaß sich die Galle nur nach außen und keine Spur davon in den Darm entleert, so beobachtet man, vorausgesetzt, daß der Hund sonst bei gutem Befinden und Appetit ist, starke Gasentwickelung im Darm und erschwertes Kotabsetzen: die Exkremente werden mangels des Gallenfarbstoffes, mehr aber noch wegen Anhäufung des nicht verdauten Fettes, im Darm fast grauweiß, tonfarben und entwickeln einen penetrant üblen Geruch. Aehnliches beobachtet man, wenn Menschen infolge vorübergehender Störung des Gallenergusses in die Darmhöhle gelbsüchtig „ikterisch“ werden (S. 169). Ausschluß der Galle vom Darm übt also die Wirkung aus, daß die Kontenta den Darm langsamer passieren; es scheint demnach die Galle die Peristaltik des Darmes zu beschleunigen und ferner das Ueberhandnehmen der Fäulnisprozesse über ein gewisses Maß hinaus zu beschränken. Da indes die Galle selbst leicht fault, dürfte die Verzögerung der Fäulnis zumeist darauf zurückzuführen sein, daß infolge der durch die Galle angeregten Darmperistaltik die Kontenta schneller den Darm passieren, sodaß sich nicht eine so starke Fäulnis entwickeln kann, als wenn sie längere Zeit im Darm verweilen. Schwann, dem zuerst (1844) die Anlegung einer permanenten Gallenfistel an zwei Hunden gelungen ist, sah seine Fistelhunde im Laufe von 6 Wochen unter den Erscheinungen allgemeiner Erschöpfung (Marasmus) zu Grunde gehen, nicht anders, als wenn sie verhungert wären, und glaubte daraus schließen zu dürfen, daß die Galle für die Verdauung unentbehrlich sei. Blondlot hat indeß bald danach gezeigt, daß Gallenfistelhunde Jahre lang am Leben erhalten werden können, nur muß man ihnen größere Futtermengen verabreichen.

als für sonst unversehrte Hunde von gleichem Körpergewicht erforderlich sind. Infolge des Ergusses der Galle nach außen (pro Kilogramm Hund in 24 Stunden etwa 26 g Galle mit 1 g fester Stoffe) erleiden die Tiere mit Gallenfistel einen nicht unbeträcht- Verlust an Substanz. Erfolgt auch die Aufnahme des Eiweiß und der Kohlehydrate der Nahrung vom Darm in die Säfte bei Gallenfisteltieren in genau demselben Umfange wie bei gesunden, so tritt doch, wie schon Bidder und Schmidt (1852) gefunden haben, nach Anlegung der Gallenfistel vom Fett der Nahrung erheblich weniger in die Säfte über, als vorher; nach C. Voit und Röhmann beim Hunde, nach Fr. Müller auch beim Menschen höchstens 40 bis 50 pCt., nach I. Munk günstigsten Falles bis zu 70 pCt. vom eingeführten Fett (gegenüber 92—95 pCt. beim normalen Hunde und Menschen), daher auch der Kot von Gallenfisteltieren entsprechend reicher an Fett, besonders an den im Darm aus dem Fett abgespaltenen Fettsäuren ist. Andererseits dürfte Cl. Bernards Beobachtung an Kaninchen, bei denen der Duct. choledochus in den Dünndarm 30—40 cm oberhalb des Pankreasganges einmündet (S. 171) und der Uebertritt von Fett, erkennbar an den milchigweißen Lymphgefäßen des Darmes, erst unterhalb des Pankreasganges erfolgt, nur beweisen, daß die Galle allein, ohne das Pankreas, die Fettaufsaugung einzuleiten außer Stande ist, um so mehr, als der umgekehrte Versuch von Dastre (1887), der den Duct. choledochus unterband und die Gallenblase erst in die Mitte des Dünndarms einpflanzte (Gallenblasedünndarmfistel), ergeben hat, daß nach einer fettreichen Nahrung die Lymphgefäße erst unterhalb der Fistel mit milchigem Fett erfüllt waren, somit in der oberen Hälfte des Dünndarms, ungeachtet des Zutrittes von Bauchspeichel (ohne Galle), Fett aus dem Darm in die Lymphe nicht übergetreten war. Aus alledem geht soviel mit Sicherheit hervor, daß die Galle für den Uebertritt der Fette aus der Darmhöhle in die Körpersäfte eine wesentliche Rolle spielt.

Die in den Darm ergossene Galle unterliegt im weiteren Verlaufe ebenfalls der Fäulnis, die Gallensäuren werden in ihre Paarlinge zerlegt und zwar die Taurocholsäure schneller, als die schwerer spaltbare Glykocholsäure; das so frei gewordene Taurin und Glykokoll tritt aus dem Darm höchst wahrscheinlich wieder in den Körper zurück. Bilirubin der Galle 2 ($C_{16}H_{18}N_2O_3$) = $C_{32}H_{36}N_4O_6$ zerfällt durch den bei der Fäulnis im Darm frei werdenden Wasserstoff zu einem Reduktionsprodukt, Hydrobilirubin oder Urobilin $C_{32}H_{40}N_4O_7$, das beim Harn besprochen werden soll. Indes wird nur ein Teil der Säuren und der Farbstoffe der Galle mit den Exkrementen nach außen geschafft, ein bei weitem größerer, beim Hunde nach Bidder und Schmidt etwa $^7/_8$ der überhaupt gebildeten Gallensäuren, tritt aus der Darmhöhle wieder in das Blut zurück und gelangt von neuem in der Leber zur Ausscheidung, sodaß demnach ein beständiger „intermediärer Gallenkreislauf“ von der Leber nach

der Darmhöhle und aus dieser durch die Pfortaderwurzeln zur Leber wieder zurück statthat. Diese aus dem Darm in die Leber zurückkehrende Galle treibt nach Schiff die Gallensekretion an (S. 168).

Darmgase. Im Dünndarm des Hundes hat Planer 40 pCt. CO_2, 45 pCt. N_2 (Residuum vom N_2 der verschluckten Luft) und etwa 14 pCt. H_2, herrührend von der Buttersäuregärung der Kohlehydrate (183), gefunden. Bei Fütterung mit den an Kohlehydraten reichen Hülsenfrüchten nahm der H_2-Gehalt auf Kosten des N_2 fast bis 50 pCt. zu. Im Dickdarm des Hundes überwiegt bei weitem CO_2(66—98 pCt.), daneben trifft man etwas H_2 und H_2S, letzteres besonders nach Fleischfütterung an. Beim Menschen fand Planer im Dickdarm neben H_2S auch Grubengas CH_4 (S. 185), besonders reichlich (bis zu 13 pCt.) bei Ernährung mit Hülsenfrüchten. In dem aufgeblähten Dickdarm eines Pferdes fanden sich 50 pCt. CH_4, 42 pCt. N_2 und 8 pCt. CO_2. Beim Rinde findet sich nach Tappeiner im Dünn- und Dickdarm zumeist CH_4, demnächst CO_2 und etwas H_2 neben 20—30 pCt. N_2. CO_2 entstammt teils der Eiweißfäulnis, teils der Buttersäuregärung der Kohlehydrate, teils dem Natriumkarbonat des Bauchspeichels und Darmsaftes.

Beim Rindvieh und bei Schafen tritt nach dem Genuß grünen feuchten Futters, das im Darmkanal in Gärung übergeht, nicht selten eine Erstickung drohende Gasentwickelung auf (Trommelsucht); in solchen Fällen findet man neben wenig Stickstoff sehr viel Kohlensäure und Sumpfgas.

Die längere Zeit im Dickdarm zurückgehaltenen Gase treten auf dem Wege der Diffusion zum Teil ins Blut über und erscheinen so in der Atmungsluft, zum Teil werden sie direkt per anum ausgestoßen. Hieraus erklärt sich das Vorkommen von Wasserstoff und Sumpfgas in den gasigen Ausscheidungen der Tiere (S. 82).

Ausstoßung des Kotes. Je weiter abwärts der Darminhalt fortschreitet, desto mehr verschwindet von den löslichen oder durch die Verdauungsäfte gelösten Stoffen durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte; es wird also im Dickdarm der Darminhalt mehr und mehr eingedickt und geformt, d. h. zu zylindrischen oder kugligen Ballen umgebildet, entsprechend der Form der Dickdarmlichtung. Die unverdauten Residuen der Nahrung bezw. des Futters und Alles, was von den in die Darmhöhle ergossenen Verdauungsäften nicht wieder in den Körper zurückgetreten ist, bilden den Kot, die Fäces oder Exkremente, die unter Eröffnung des für gewöhnlich bestehenden Afterverschlusses nach außen gestoßen werden. Gelangen die Fäces aus der Dickdarmflexur in den Mastdarm, so entsteht Drang zur Kotentleerung. Durch einen nervösen Akt wird der einem Wasserdruck von etwa 150 mm standhaltende (reflektorische) Verschluß der Sphincteres ani (der quergestreifte externus schließt fester als der glatte internus) aufgehoben und zugleich die Bauchpresse (S. 111) in Tätigkeit versetzt, es ziehen sich die Bauchmuskeln und das Zwerchfell gleichzeitig zusammen, das Zwerchfell steigt abwärts (resp. nach hinten) und durch den Druck der Bauchpresse auf den Mastdarminhalt werden die Kotmassen nach unten gedrängt. Gleichzeitig verkürzt sich der M. levator ani, der die Beckenhöhle unten abschließt, und streift da-

durch gewissermaßen den Mastdarm über die abwärts gepreßten Kotmassen in die Höhe.

Die Menge, Beschaffenheit und Zusammensetzung des Kotes variiert bei den verschiedenen Tierklassen in sehr erheblichem Grade. Im allgemeinen ist die Kotmenge bei pflanzlicher Nahrung sowohl absolut, als im Verhältnis zu der Menge der eingeführten Nahrungsmittel viel größer, als bei animalischer Kost, weil die Pflanzenkost, wie schon wiederholt berührt, an unverdaulichen oder schwer verdaulichen Stoffen bei weitem reicher ist. Dem entsprechend trifft man die geringsten Mengen von Exkrementen bei den Karnivoren an, wenn sie mit Fleisch gefüttert werden, die reichlichsten Kotmassen bei den Pflanzenfressern. Die Omnivoren zeigen, je nach dem sie eine vorwiegend animalische oder vorwiegend vegetabilische Nahrung erhalten, das eine Mal geringe, das andere Mal sehr beträchliche Kotmengen. Bei Fleischnahrung entleert der Mensch sehr wenig, bei gemischter Kost erheblich mehr und bei vorwiegender Pflanzennahrung reichlich Kot.

Die Farbe des Kotes ist bald pechschwarz, wie beim fleischgefütterten Hunde, bald hell- oder dunkelbraun, wie beim Menschen, bald mehr graugrün, wie beim Rinde, bald leicht gelb, wie beim Pferde. Der Farbstoff selbst, das Sterkobilin, soll identisch sein mit dem Urobilin (S. 187) und ist demnach ein Derivat des Gallenfarbstoffes (S. 163); bei Fleischnahrung findet sich darin auch schwarzes Hämatin, aus dem Blutfarbstoff abgespalten.

Die Konsistenz des Kotes hängt von seinem Wassergehalte ab, der am geringsten ist (bis zu 50 pCt.) im reinen Fleischkot; beim Menschen und bei gemischter Nahrung beträgt der mittlere Wassergehalt der festweichen Fäces etwa 75 pCt., ziemlich ebenso viel beim Schweine. Bei den Pflanzenfressern wird bald ein mehr breiiger bis weicher Kot entleert mit einem Wassergehalte von rund 85 pCt., wie beim Rinde, bald ein mehr trockner Kot, wie beim Pferde, mit etwa 75 pCt. Wasser. Schaf, Ziege und Kaninchen geben einen aus kleinen pillenähnlichen Kugeln bestehenden Kot mit einem mittleren Wassergehalte von 55 pCt. Der Kot zeigt bald eine alkalische, bald neutrale, bald saure Reaktion; es hängt dies von der In- und Exstensität der im Darm stattfindenden Gärungs- und Fäulnisprozesse (S. 185) ab. Im allgemeinen ist die saure Reaktion auf die saure Gärung der Kohlehydrate zurückzuführen. Die alkalische Reaktion des Kotes rührt meist von einer Fäulnis der Eiweißstoffe her, wobei sich diese unter Bildung von Ammoniak zersetzen.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Fäces findet man darin Epithelzellen des Darms und Schleimkörperchen, ferner die Elementarformbestandteile der Nahrungsresiduen: Pflanzenzellen teils geöffnet und ihres Inhaltes entleert, teils noch uneröffnet, Spiralgefäße der Pflanzen, Stärkemehlkörner zum Teil noch konzentrisch geschichtet; gelblich gefärbte Fetzen von Primitivmuskelfasern, Sehnengewebe, elastische Fasern, Fettkügelchen, manchmal Fett-, bezw. Fettsäurekristalle; bei Milchnahrung: Trümmer von Käseklümpchen, Kasein und Fetttröpfchen bestehend. Nicht selten trifft man, doch nur bei alkalischem Kot, sargdeckelförmige Kristalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia, sog. Tripelphosphat, an.

Außer Wasser finden sich in den Fäces: Schleim. Urobilin (bezw. Hämatin), Cholalsäure resp. Dyslysin (S. 165) und Cholesterin, von der in den Darm ergossenen Galle herrührend, ferner Fette und feste Fettsäuren. letztere teils frei, teils an Kalk und Magnesia zu Erdseifen gebunden, flüchtige Fettsäuren (Butter-, Kapron- und Baldriansäure). Nuklein. zuweilen Reste unverdauter Eiweißstoffe, letztere nicht selten bei den Herbivoren. In den Fäces des Menschen sind ferner Spuren von Phenol und Indol, verhältnismäßig reichlich Skatol (S. 184) gefunden worden.

Salze enthält der Kot des Menschen zu etwa 1 pCt., der der Tiere zu 2—8 pCt., und zwar bestehen sie beim Menschen vorwiegend aus Calcium- und Magnesiumphosphat. Der hohe Kieselerdegehalt der Aschen von tierischen Exkrementen stammt zum Teil von dem Kieselsäurereichtum der zur Nahrung dienenden Gräser und Cerealien, zum Teil aber auch von dem mit dem Futter verschluckten Sand.

Bei Pflanzenfressern, vorzugsweise bei Pferden, sind Darmsteine nicht gerade ein seltener Befund; hier können sie unter Umständen bis zu 1 kg schwer werden. Beim Menschen und bei Fleischfressern entstehen sie sehr selten, meist um einen eingeführten Fremdkörper (Fruchtkern, Knochen, Nadeln, Spelzen etc.) als Kern; sie bestehen hauptsächlich aus phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und Calciumphosphat bezw. Calciumkarbonat. Fütterung mit (an Phosphorsäure und Magnesia reicher) Roggenkleie gibt bei Pferden die häufigste Veranlassung zur Entstehung großer Konkremente. Bei Kühen und Ziegen werden ab und zu Konkremente von zusammengefilzten Haaren beobachtet.

Verdaulichkeit oder Ausnutzung der Nahrung. Die Menge und chemische Zusammensetzung der Exkremente hat noch insofern ein besonderes Interesse. als die Feststellung dieses Faktors zu einem bestimmten Schluß über die Verdaulichkeit der gereichten Nahrung führt. Kennt man nämlich die Menge und chemische Zusammensetzung der Futtermittel, die innerhalb eines bestimmten Zeitraums. und zwar vorteilhaft einer grösseren Reihe von Tagen, einem Tiere gereicht worden sind, und bestimmt man ferner den auf diesen Zeitraum entfallenden Kot, so ergibt die Differenz beider Werte die Menge und Zusammensetzung desjenigen Anteils vom Futter, der aus der Darmhöhle verschwunden, d. h. verdaut und in die Leibessubstanz übergegangen ist. Diese Rechnung ist aber nicht ganz scharf. insofern zum aufgenommenen Futter ja eine recht beträchliche Menge vom Organismus selbst in Form der Verdauungsäfte hinzugegeben worden ist: aber auch von diesen kehrt der größte Teil im Verlaufe des Verdauungschlauches wieder in den Körper zurück. durchläuft also nur einen intermediären Kreislauf, und nur von der Galle wird ein nicht unerheblicher Anteil: Gallensäuren, Gallenfarbstoff und Mucin (S. 136) im Verein mit Resten von Darmsekret, Schleim und Epithelien des Darms mit den Exkrementen ausgestoßen. Daher entleert auch ein hungerndes Tier Kot, so nach Voit ein 30 kg schwerer Hund etwa 1,9 g, eine 3 kg schwere Katze 0,15 g, der Mensch nach Fr. Müller 3—5 g Trockenkot pro Tag. Also muß der verdaute

Anteil des Futters mindestens gleich Futter minus Kot sein. Die Karnivoren produzieren bei ausschließlicher Fleischkost nur wenig Kot; ein 35 kg schwerer Hund lieferte bei Fütterung mit $\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ kg Fleisch nur 27—40 g feuchten Kot mit 9—21 g Trockensubstanz; bei reiner Fleischnahrung werden also im Mittel nur 1 pCt. der Einnahmen an festen Stoffen mit dem Kot ausgestoßen. Die Omnivoren bilden schon grössere Kotmengen; bei einer aus animalischen und vegetabilischen Substanzen gemischten Kost, wie der Mensch sie gewöhnlich zu sich nimmt, werden im Mittel täglich 130 g feuchter und 34 g trockner Kot entleert, entsprechend rund 5 pCt. der in der Nahrung aufgenommenen festen Stoffe, und bei vorzugsweise vegetabilischer Nahrung kann dieses Verhältnis bis auf 13 pCt. steigen, sodaß nur $\frac{7}{8}$ der festen Teile der Einnahmen ausgenutzt werden. Die größten Mengen von Fäcalstoffen werden von den Pflanzenfressern entleert.

Schweine scheiden bei gemischter Nahrung im Mittel sogar 20 pCt. der Gesamteinfuhr mit dem Kot aus. Dagegen werden saure Milch, Bohnen und Erbsen von Schweinen bis auf unbedeutende Reste (kaum 1 pCt.) ausgenutzt; ebenso verdauen nach Wolff Schweine Fleischmehl, die Rückstände von der Fabrikation des Fleischextraktes, ziemlich vollständig. Von 100 Teilen Einnahme gehen bei Pferd und Rind 40 pCt. mit dem Kot heraus, so daß also nur $\frac{3}{5}$ vom aufgenommenen Futter zur Ausnutzung gelangen. 100 kg Hund liefern bei ausreichender Fleischnahrung pro Tag etwa 30 g, 100 kg Mensch bei gemischter Kost 50g, 100kg Ochs 600g Trockenkot. Worauf schon wiederholt hingewiesen, ist dieser Unterschied darin begründet, daß in den Vegetabilien ein sehr beträchtlicher Teil von Nährstoffen, in den von den Verdauungsäften kaum angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossen (S. 181), überhaupt nicht gelöst wird, sondern, zumal wenn die Hülse in Folge ungenügenden Kauens nicht gesprengt wurde, unverdaut mit dem Kot abgeht.

Ausnutzung der einzelnen Hauptklassen der Nährstoffe im Darm. Beim Fleischfresser treten ca. 98 pCt. vom verfütterten Eiweiß auch wirklich in den Körper über. Vom Menschen werden, nach Ranke, Rubner u. A., bei mittlerem Kostmaß bei Fleisch-, Eier- und Milchnahrung vom eingeführten Eiweiß $2\frac{1}{2}$ bis höchstens 6 pCt., bei vegetabilischer Nahrung erheblich mehr mit dem Kot ausgestoßen und zwar bei Reis und Hülsenfrüchten etwa 15 pCt., weit mehr bei Schwarzbrod und Kartoffeln, bei letzteren bis zu 30 pCt. Die Kohlehydrate werden im Darm des Menschen fast vollständig bis auf 1—3 pCt., nur bei Kartoffeln und Schwarzbrod bis auf 8 bezw. 10 pCt. ausgenutzt; Fette bis zu 98 pCt., schlechter, wenn sie in größeren Mengen eingeführt werden. Geringer ist die Ausnutzungsgröße bei den Pflanzenfressern, am besten noch bei einem konzentrierten Futtermittel, wie Körnerfutter.

Ein mit 6 kg Hafer (und 15 Liter Wasser) gefüttertes Pferd entleerte mit etwa 10 kg Kot (2,5 kg Trockensubstanz enthaltend) 5—6pCt. Eiweiß, 20pCt. Fett, 20 pCt. Stärke, 60 pCt. Cellulose. Als dasselbe Pferd $3\frac{1}{2}$ kg Hafer, $5\frac{1}{2}$ kg Heu und $1\frac{3}{4}$ kg Häcksel erhielt, schied es mit 17 kg Kot fast 4 kg

Trockensubstanz aus und zwar 30 pCt. Eiweiß, 40 pCt. Fett, 30 pCt. Stärke, 60 pCt. Cellulose. Es ist also die Ausnutzung eines Gemisches von Körnerfutter und Rauhfutter (Heu, Stroh) viel schlechter, als von Körnerfutter allein. Größer als beim Pferde ist die Verdaulichkeit des Rauhfutters an und für sich bei Wiederkäuern. Ochsen verdauten bei Fütterung mit 10 kg Kleeheu 50 pCt. Eiweiß, 45 pCt. Fett, 70 pCt. Kohlehydrate, 40 pCt. Cellulose; bei Fütterung mit 10 kg Wiesenheu etwas mehr: 60 pCt. Eiweiß, 40 pCt. Fett, 65 pCt. Kohlehydrate, 60 pCt. Cellulose; dabei wurden täglich 20—25 kg Kot mit fast 5 kg Trockensubstanz abgesetzt. Nach Henneberg und Stohmann nimmt die Verdaulichkeit des Rauhfutters ab, je mehr leicht verdauliche Nährstoffe (Eiweiß, Kohlehydrate) dem Rauhfutter zugesetzt werden, „Verdauungsdepression". Hinsichtlich des Verdauungsvermögens kommt das Schaf dem Rinde sehr nahe; Schafe entleeren je nach Fütterung 1—3 kg Kot mit $^1/_2$—1·4 kg Trockensubstanz.

Ausnutzung der Mineralstoffe der Nahrung. Schon die Tatsache, daß der Kot nur wenig in Wasser lösliche Salze enthält, zeigt, daß Kali und Natron als Chloride fast vollständig zur Ausnutzung gelangen. Ferner fehlt eine nicht unbeträchtliche Menge von Magnesia in den Futterresten des Darms. Der Kalk wird, wenigstens beim Pflanzenfresser, schlechter ausgenutzt als die Magnesia; beim Fleischfresser besteht in dieser Hinsicht kein erheblicher Unterschied, vom aufgenommenen Kalk wie von der Magnesia erscheint nur ein kleiner Bruchteil im Kot wieder. Während von den eingeführten Phosphaten der Nahrung beim Fleischfresser nur ein geringer Anteil sich im Kot findet, der bei weitem größere Teile in den Körper übertritt, wird umgekehrt bei Pflanzenfressern die überwiegende Menge der in den Futtermitteln enthaltenen Phosphate mit dem Kot ausgestoßen. Wird jedoch den Pflanzenfressern viel Körnerfutter, Milch und ähnliche leicht verdauliche Futtermittel gereicht, so geht nur $^1/_3$, höchstens die Hälfte der im Futter enthaltenen Phosphorsäuremenge mit dem Kot heraus. Für den Menschen hat sich ergeben, daß am geringsten der Aschenverlust durch den Kot bei Weißbrot, Fleisch, Kartoffeln ist, dagegen bei Milchnahrung fast die Hälfte der Milchasche durch den Kot zu Verlust geht.

Ist die Ausnutzung, die Verwertung der Nährstoffe im Darm der Tiere bekannt, so läßt sich die Menge der aus der Nahrung in die Körpersäfte übergetretenen Nährstoffe einfach berechnen. Es ist klar, daß die Differenz zwischen der Menge der Bestandteile des Futters und derjenigen des Kotes den Mindestanteil der gelösten oder durch die Verdauungsäfte in solche Form übergeführten Stoffe der Nahrung repräsentiert, daß sie durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte überzutreten befähigt sind.

5. Die Lymphe und die Resorption der Nährstoffe.

Für das Verständnis der Mechanik des Uebergangs der Nährstoffe aus der Darmhöhle in die Körpersäfte „Aufsaugung oder Resorption" erscheinen die physikalischen Gesetze von Belang, nach denen heterogene, mit einander mischbare Flüssigkeiten, direkt oder durch eine durchlässige „permeable" poröse Scheidewand mit ein-

ander in Berührung gebracht, ihre Teilchen gegenseitig austauschen. Diesen physikalischen Austausch zweier mischbaren und keine chemische Verbindung mit einander eingehenden Flüssigkeiten ohne jeden Druckunterschied und selbst entgegen der Schwere bezeichnet man als Hydrodiffusion, und man unterscheidet den speciellen Fall, wo dieser Austausch durch eine häutige poröse Scheidewand erfolgt, als Membrandiffusion oder Osmose. Gleichwie bei der Gasdiffusion (S. 89) findet bei der Hydrodiffusion so lange ein Ineinanderströmen der beiden in Berührung gebrachten heterogenen Flüssigkeiten statt, bis überall eine gleichförmige Mischung beider Flüssigkeiten zu Stande gekommen ist: und auch wenn anfänglich die beiden Flüssigkeiten nach ihrem spezifischen Gewichte geschichtet sind, so daß die leichtere über der schwereren ruht, erfolgt dieser Austausch selbst entgegen der Schwere. Nur daß die Zeit, die hierzu erforderlich ist — vorausgesetzt, daß keine äußerlichen Erschütterungen stattfinden, welche die Flüssigkeiten durcheinander mischen — im Vergleich zu der Schnelligkeit der Gasdiffusion fast unendlich lang ist.

Schichtet man über eine konzentrierte Salzlösung, z. B. von Kupfersulfat, unter Vermeidung jeder Erschütterung, vorsichtig destilliertes Wasser, so bedarf es bei einiger Höhe der Flüssigkeitschichten vieler Tage oder selbst Wochen, bis ein vollständiger Austausch beider Flüssigkeiten zu stande gekommen ist, bis also in allen Schichten dieselbe Konzentration herrscht, erkennbar an der durchwegs gleich starken Blaufärbung. Ebenso verhält es sich beim Ueberschichten einer wässrigen Zuckerlösung mit Wasser. Auch hier steigt der Zucker entgegen der Schwere auf, um sich im Wasser zu verbreiten, und diese Bewegung der Teilchen findet erst ihr Ende, wenn der Zucker in der gesamten Wassermenge gleichförmige Verteilung erreicht hat. Je höher die Temperatur und je größer der Konzentrationsunterschied zwischen den über einander geschichteten Flüssigkeiten, desto schneller erfolgt die Ausgleichung.

Diese Bewegung des Salzes oder Zuckers zum Wasser hört auf, wenn man die resp. Lösung und das Wasser durch eine Scheidewand trennt, die zwar dem Salz oder Zucker den Durchtritt verwehrt, nicht aber dem Wasser. Nach dem Vorgange von M. Traube und Pfeffer lassen sich solche „halbdurchlässige oder semipermeable“ Membranen herstellen dadurch, daß man einen mit Kupfersulfatlösung getränkten porösen Tonzylinder mit einer Ferrocyankaliumlösung anfüllt, deren Ueberschuß nach einiger Zeit fortgegossen wird; es bildet sich dann auf der Tonwand und in deren Poren eine Niederschlagschicht von Ferrocyankupfer. Füllt man eine solche Tonzelle mit Zuckerlösung und stellt sie in ein Gefäß mit Wasser, so daß das Flüssigkeitsniveau in beiden zunächst gleich hoch steht, so geht Wasser von außen zur Zuckerlösung (nicht aber umgekehrt Zucker zum Wasser), daher die Menge der Außenflüssigkeit abnimmt, der Innenflüssigkeit stetig zunimmt. Hat man die Tonzelle durch einen Stopfen oben abgeschlossen, den ein mit einem Quecksilbermanometer verbundenes Glasrohr durchsetzt, so zeigt dies eine Druckzunahme im Innern der Zelle an bis zu einem

Maximalwert, der der Größe des „osmotischen Druckes“ der Zuckerlösung entspricht; dieser beträgt schon für eine 2proz. Zuckerlösung 100 cm Hg = $1^1/_3$ Atmosphärendruck. Der osmotische Druck ist der Ausdruck für die wasseranziehende Kraft der resp. gelösten Substanz.

Prüft man in dieser Weise, welche Konzentrationen der Salz- und Zuckerlösung den gleichen osmotischen Druck zeigen, so findet man z. B. 0·58 pCt. Kochsalz-, 1·01 pCt. Kalisalpeter-, 1·5 pCt. Jodnatrium-, 3·42 pCt. Rohrzuckerlösung: diese Lösungen sind also „isosmotisch“. Da nun diese Konzentrationen sich verhalten wie die Molekulargewichte dieser Substanzen: 58, 101, 150, 342, so folgt daraus, daß der osmotische Druck nicht von der Gewichtskonzentration, sondern von der Molekülzahl der Substanzen in der Volumeneinheit (Molekularkonzentration) abhängt, und zwar ist er dieser proportional. Zu berücksichtigen ist dabei die Temperatur. Denn nach van t'Hoff steigt der osmotische Druck mit der Temperatur nach demselben Gesetz, nach welchem der Druck der Gase zunimmt. Bei gleicher Temperatur haben daher aequimolekulare Lösungen denselben osmotischen Druck, sind unter einander „isotonisch“.

Eine allerdings nur scheinbare Ausnahme von diesem Gesetze machen diejenigen (verdünnten) Lösungen, die elektrolytisch leiten. Solche Lösungen zeigen einen erheblich höheren osmotischen Druck, als sich aus dem Molekulargewicht direkt berechnen läßt. Und diese Abweichung rührt daher, daß, wie Svante Arrhenius gezeigt hat, in Folge von Dissozation, ein Teil der gelösten Substanz nicht als solche, sondern in Form der dissoziierten Ionen (besser Ionten) in der Lösung vorhanden ist, also z. B. in einer NaCl-Lösung ein Teil des NaCl in Form von Na- und von Cl-Ionen, daher auch die Anzahl der osmotisch wirksamen Moleküle in der Lösung eine größere ist, als dies ohne Dissoziation der Fall wäre. In elektrolytischen Lösungen ist also (nach Ostwald) der osmotische Druck proportional der Zahl der Moleküle plus der durch Dissoziation entstandenen Ionen. Die Dissoziation ist bei demselben Elektrolyten um so vollständiger, je verdünnter die Lösung ist; außerdem ist sie von der Natur der Elektrolyte abhängig. Leitet man einen elektrischen Strom durch einen gelösten Elektrolyten, so ist ceteris paribus die in der Zeiteinheit durchgehende Elektrizitätsmenge der Zahl der leitenden d. h. in Ionten (+geladene, Anionten, gehen zur Kathode: Wasserstoffe, Metalle; —geladene, Kationten, gehen zur Anode: Säureradikale, Halogene, Hydroxylgruppe der Basen) gespaltenen Moleküle proportional. Daher gibt die Untersuchung der elektrischen Leitfähigkeit einer gelösten Substanz Aufschluß über den Zustand der Elektrolyte, d. h. über die Größe des dissoziierten Anteils derselben und damit erst über die eigentliche Molekularkonzentration der Flüssigkeit.

Solche semipermeablen Membranen oder Septa finden sich im Pflanzenreiche (Protoplasmahaut der lebenden Pflanzenzellen, „Tonoplast“). Bringt man daher zu Pflanzenzellen (Zellen von Tradescantia discolor eignen sich besonders hierzu) eine mäßig starke Salzlösung, z. B. 8 % Salpeterlösung, so wird diese dem Zellleibe Wasser entziehen. In Folge dieses Wasserverlustes schrumpft der Zellleib und zieht sich mitsamt dem Tonoplast von der starren Cellulose-Zell-

membran zurück, „Plasmolyse" nach de Vries. Die Konzentrationen, die bei einer und derselben Pflanzenzelle eben zur Plasmolyse führen, verhalten sich für die verschiedenen Substanzen (NaCl, KNO_3, Zucker) wie die Molekülzahlen derselben. Auf diese Weise kann man also ebenfalls den osmotischen Druck und damit die Molekularkonzentration von Lösungen bestimmen.

Tierische Häute und tierische Zellen überhaupt lassen nicht nur Wasser, sondern auch gelöste Substanzen, und zwar in einem je nach der Substanz wechselnden Maße, hindurch. Die roten Blutkörperchen z. B. enthalten in ihrem Leibe gelöste Substanzen (Mineralsalze, Zucker), die einen von ihrer Molekularkonzentration abhängigen osmotischen Druck ausüben; ist doch die osmotische Spannung einer Lösung von mehreren Substanzen gleich der Summe der Spannung der einzelnen Substanzen. Diesem osmotischen Druck entsprechend, ziehen sie Wasser aus der sie umgebenden Flüssigkeit an. Ist dies Anziehungsvermögen für Wasser bei den Blutkörperchen und der umgebenden Flüssigkeit gleich groß, so besteht ein Gleichgewichtzustand, beide sind isotonisch. Dies ist z. B. nach Hamburger der Fall für eine 0·9 proz. NaCl-, 1·6 proz. KNO_3-, 5·3 proz. Rohrzuckerlösung. Ist aber die Lösung schwächer konzentriert, „hypotonisch", z. B. 0·8—0·1 pCt. NaCl, so wird ihr von den Blutkörperchen Wasser entzogen, die Blutkörperchen nehmen an Volumen zu, „quellen", und bei einem gewissen Grade dieser Quellung, für Menschenblut etwa bei 0·57 pCt. NaCl-Gehalt der umspülenden Flüssigkeit, tritt ein Teil des Blutfarbstoffes aus, so daß sich die umspülende Flüssigkeit ein wenig rot färbt; je dünner die NaCl-Lösung, desto stärker die Quellung und desto reichlicher der Farbstoff-Austritt. Stärker konzentrierte Lösungen (NaCl von 1 pCt. und darüber) sind „hypertonisch", sie entziehen den Blutkörperchen so lange Wasser, bis sie mit ihnen isotonisch geworden sind, daher nehmen die Blutkörperchen an Volumen ab, sie „schrumpfen". Wenn daher die Blutkörperchen im normalen Blutplasma oder Serum zumeist weder schrumpfen noch quellen, so muß das Plasma oder Serum mit ihnen isotonisch sein, d. h. die in diesem gelösten Substanzen üben insgesamt einen osmotischen Druck wie eine 0·9 proz. NaCl-Lösung.

Bekanntlich gefrieren Salzlösungen erst bei niederer Temperatur als reines Wasser, indem die Salzteilchen vermöge der Anziehung, die sie auf die Wasserteilchen ausüben, die Vereinigung der letzteren zu Eis hindern, und zwar ist die Gefrierpunkterniedrigung um so stärker, je größer die Molekülzahl des Salzes im Volumen ist. Daher ergibt die Feststellung der Gefrierpunkterniedrigung ein Maß für die osmotische Spannkraft der gelösten Substanzen. Die osmotischen Drucke verhalten sich unter sonst gleichen Umständen wie die Gefrierpunkterniedrigungen. Eine 1proz. NaCl-Lösung drückt den Gefrierpunkt des Wassers um $0·6^0$ C. herunter; nur wenig geringer, $0·54^0$, ist die Gefrierpunkterniedrigung des Serums. Also entspricht der osmotische Druck des Serums einer $\frac{0·6}{0·54} \times 1$ proz. $=$ 0,9proz. NaCl-Lösung, d. h. alle im Serum osmotisch wirksamen Moleküle (Chloride, Karbonate, Phosphate, Extraktiv-

13*

stoffe, Eiweiß, Zucker) üben zusammen eine osmotische Spannung aus wie eine 0·9 proz. NaCl-Lösung (S. 17); daher ist diese mit dem Serum „isotonisch“, eine stärkere NaCl-Lösung „hypertonisch“, eine schwächere „hypotonisch“. Da die Bestimmung der Gefrierpunkterniedrigung (Kryoskopie) den osmotischen Druck und somit die Molekularkonzentration (s. oben) zu ermitteln gestattet, und da sie (mit Hülfe des Beckmann'schen Apparates) leicht auszuführen ist, so hat sie gegenwärtig in der Medizin eine große Verbreitung gefunden.

Aehnlich wie die Blutkörperchen verhalten sich die tierischen Membranen: sind verschiedene Salzlösungen oder eine Salz- und Zuckerlösung durch eine Tiermembran von einander getrennt, so erfolgt eine osmotische Anziehung von Wasser und eine Diffusion von Salz- resp. Zuckermolekülen, bis beide Lösungen zu einander isotonisch sind, ein Zustand, der erreicht ist, wenn diesseits und jenseits der Membran die gleiche Anzahl von Salz- resp. Zuckermolekülen in den Lösungen vorhanden ist.

Gelöste Substanzen mit sehr großem Molekül (Eiweiß, Schleim, Leim, Pflanzengummi, lösliches Stärkemehl) zeigen sehr geringe Diffusionsfähigkeit. Schichtet man über Eiweiß- oder Gummilösung höchst vorsichtig Wasser, so erfolgt die Diffusion beider außerordentlich viel langsamer, als die von Salz-, Zucker- oder Harnstofflösungen: Ungleichheiten der Konzentration von Eiweiß- oder Gummilösungen werden durch reine Diffusion nur in sehr nahe an einander grenzenden Schichten aufgehoben. Solche Substanzen, die meist nicht kristallisieren und im Gegensatz zu jenen Kristalloïden (Salze, Zucker, Harnstoff) als Kolloïde[1]) von Graham bezeichnet worden sind, erzeugen einen nur geringen osmotischen Druck, der allerdings relativ größer ist als ihre Diffusionsfähigkeit. Trennt man daher durch Membranen Eiweißlösungen von Wasser, so geht Eiweiß nur in Spuren zum Wasser über, dagegen in etwas größerer Menge Wasser zum Eiweiß.

Man kann also einem Lösungsgemisch von kristalloïden und kolloïden Körpern, z. B. Blutserum, die ersteren bis auf Spuren entziehen dadurch, daß man jene durch eine Pflanzen- oder Tiermembran gegen Wasser diffundieren läßt, das man zur Beschleunigung der Diffusion häufig erneuert. Von den kolloïden Substanzen gehen dabei durch die poröse Membran nur Spuren hindurch. Diese Erfahrung ist die Grundlage des von Graham als chemische Dialyse benannten Verfahrens geworden, bei dem man vorteilhaft sog. Pergamentpapier[2]) als Membran in Anwendung zieht. Zur Beschleunigung der Diffusionsgeschwindigkeit vergrößert man die

1) Diese Einteilung ist nicht mehr ganz zutreffend. So kristallisiert Hämoglobin (S. 19), diffundiert aber nicht. Andererseits diffundieren die echten Peptone (S. 146) relativ schnell, kristallisieren aber nicht.

2) Nicht geleimtes Papier erfährt durch kurzes Eintauchen in Schwefelsäure eine eigentümliche molekulare Veränderung, indem es bei pergamentähnlicher Konsistenz eine große Festigkeit besitzt, dabei aber so porös ist, daß es Tierhäute in vielen Fällen ersetzen kann.

Oberfläche der zu dialysierenden Flüssigkeit, indem man das Pergamentpapier in Schlauchform bringt, die man in strömendes Wasser einhängt, sodaß dieses, die Membran allseitig umspülend, die kristalloïden Stoffe möglichst schnell dem Gemisch entzieht.

Ueber den Vorgang des Eintritts und Durchgangs von Wasser und Salzlösungen durch poröse Septa ist folgendes festgestellt:

Taucht man eine trockene poröse Scheidewand, einen Tonzylinder in eine benetzende Flüssigkeit, z. B. Wasser, so dringt diese vermöge der Kapillarität durch die Poren zwischen den einzelnen Tonteilchen ein, die in den Poren eingeschlossene Luft heraustreibend. Die das feste Gerüst bildenden Tonmassen werden durch das Eindringen von Flüssigkeit weder in ihrer Masse, noch in ihrer Gestalt verändert. Man nennt diesen Vorgang Imbibition ohne Volumenzunahme oder kapilläre Imbibition. Trennt man zwei heterogene Flüssigkeiten durch solch eine poröse Scheidewand, so durchsetzen sie die Poren derselben; durch diese in den Poren befindlichen Flüssigkeitsäulchen wird der Diffusionsverkehr vermittelt, der in der nämlichen Weise erfolgt, wie bei der reinen Hydrodiffusion.

Eine Reihe von nicht kristallisierenden, pflanzlichen und tierischen Stoffen besitzt die Eigentümlichkeit, daß Wasser und wässrige Lösungen nicht nur in die porösen Lücken, sondern auch in die Molekularinterstitien eintreten, dadurch erfolgt eine Imbibition mit Volumenzunahme, die man als „Quellung“ bezeichnet. Beispiele dafür bilden Leim, Eiweiß, Schleimstoff, Stärkemehl, Bindegewebe, elastisches Gewebe, Haare, Darmsaiten. Alle organischen Gewebe halten Wasser eingeschlossen. Trocknet man sie, so schrumpfen sie; legt man die trocknen, geschrumpften Gewebe ins Wasser, so imbibieren sie sich damit, sie quellen. Die Menge von Flüssigkeit, die aufgenommen werden kann, hängt einmal ab von der Natur des betreffenden Gewebes und von der Beschaffenheit der Flüssigkeit. Bei den kolloiden Substanzen (Leim, Eiweiß) vergrößert sich, wie bemerkt, das Volumen der quellenden Substanz, das Gesamtvolumen aber von Substanz und Wasser verkleinert sich! Ferner findet bei der Quellung dieser Substanzen Wärmebildung statt. Auf der durch Aufnahme von Wasserdampf aus der Luft zustande kommenden Quellung und Verlängerung eines (entfetteten) Menschenhaares ist das Saussure'sche Haarhygrometer gegründet; die schraubenförmig gewundenen Grannen mancher Geranium-Arten (Storchschnabel), die sich in feuchter Luft aufrollen, können ebenso wie Darmsaiten als „Hygroskope“ dienen. Von den aus leimgebender Substanz (Bindegewebe) gebildeten tierischen Membranen nehmen nach Liebig 100 Gewichtsteile trockner Ochsenharnblase 310 Teile Wasser, aber nur 38 Teile 85prozentigen Weingeist und vollends nur 17 Teile Oel auf. Trockne Sehnen nehmen fast das Doppelte, Knorpel mehr als das Doppelte, Faserstoff das Dreifache und getrocknete Hornhaut das $4\,{}^1\!/_2$fache ihres Gewichtes an Wasser auf. In Salzlösungen quellen trockne tierische Membranen nicht so stark, als in Wasser und zwar um so weniger, je konzentrierter die Salzlösung ist.

Erfolgt der Durchtritt der Flüssigkeiten durch poröse Membranen infolge eines Druckunterschiedes, also unter äußerem Druck, so bezeichnet man den Vorgang als Filtration. Nach hydrodynamischen Prinzipien muß ein Strom entstehen von dem Orte höheren Druckes zu dem Orte niederen Druckes. Die durchgetretene Flüssigkeit heißt Filtrat. Sind die Poren der Scheide-

wand, also die Kapillarkanäle, hinreichend weit, wie im Fließpapier, so gehen die aufgegossenen Flüssigkeiten (die Schwere der Flüssigkeiten ist die Ursache des Druckes) ohne qualitative oder quantitative Veränderung hindurch, aber Filter dieser Art lassen auch nichtgelöste, morphotische Elemente, wenn diese nur genügend klein, elastisch und in feiner Verteilung sind, hindurch, so die Blut- und Milchkügelchen. Gute Diaphragmen aus gebranntem Ton und tierische Membranen lassen morphotische Elemente für gewöhnlich nicht durch. Werden Lösungen eines kristalloïden Körpers (Salze, Zucker, Harnstoff) der Filtration durch (quellungsfähige) tierische Membranen unterworfen, so besitzt im allgemeinen das Filtrat dieselbe Konzentration, wie die aufgegossene Flüssigkeit. Ferner steigt mit der Zeit die Filtrationsgeschwindigkeit, indem unter dem Druck die Poren allmählich erweitert werden. Preßt man aber Lösungen kolloïder Substanzen (Eiweiß, Gummi, Dextrin) durch tierische Membranen hindurch, so zeigt sich der Prozentgehalt des Filtrates an diesen Stoffen stets erheblich niedriger, als der der ursprünglichen Flüssigkeit. Der Unterschied in der Konzentration zwischen Aufguß und Filtrat ist abhängig von der Konzentration des ersteren, von der Druckhöhe, von der Natur der tierischen Membran und von der Weite ihrer Poren. Mit der Temperatur steigt die Geschwindigkeit der Filtration. Enthält endlich die aufgegossene Flüssigkeit einen kristalloïden und einen kolloïden Körper, so ist nach Hoppe-Seyler, Wittich u. a. an letzterem das Filtrat reicher, als es ceteris paribus sein würde, wenn der kolloïde Körper allein vorhanden wäre.

Vermöge der größeren Zähigkeit (Viskosität) der kolloïden Flüssigkeiten kann bei gleichem Druck von ihnen weniger filtrieren als von den dünnflüssigen Salz- und Zuckerlösungen. Die Erscheinung, daß das Filtrat kolloïder Flüssigkeiten minder konzentriert ist, als die ursprüngliche Flüssigkeit, erklärt sich einfach daraus, daß die Moleküle der Kolloïdsubstanzen sehr viel größer, als die der Kristalloïde sind (S. 196), daher weniger Kolloïdmoleküle in der Zeiteinheit durch die Poren hindurchtreten können.

Bei der Filtration schließt die tierische Membran in der Regel das Druckrohr unten ab, sodaß die filtrierende Flüssigkeit nicht weiter strömen kann, vielmehr in toto durch die Scheidewand hindurchgepreßt werden muß. Im tierischen Körper kommt dieser Fall nur selten vor: der häufigste ist der, daß die Flüssigkeit in Gefäßen strömt, deren Wandungen von porösen Membranen gebildet sind, sodaß das ganze Gefäßrohr gewissermaßen das Filtrum vorstellt, längs dessen die Flüssigkeit strömt. Man bezeichnet diesen speziellen Fall der Filtration als Transsudation. Ahmt man experimentell dies Verhältnis in der Weise nach, daß man in das starre Druckrohr irgendwo ein Stück vom Harnleiter des Pferdes oder von einem dünnen tierischen Darm bezw. vom Pericard einschaltet, so findet man auch für die Transsudation dieselben Gesetze zutreffen, wie für die einfache Filtration durch tierische Membranen, nur daß unter sonst gleichen Bedingungen die Menge des Trans-

sudates größer ist als des Filtrates, weil die Filterfläche dort viel größer ist als hier.

Von besonderem Interesse für das Verständnis der Transsudationen im Tierkörper ist der Einfluß, den Aenderungen des Transsudationsdruckes auf Qualität und Quantität des Transsudates zeigen. In dieser Beziehung hat sich ergeben, daß bei steigendem Druck von Salzlösungen sowohl mehr Wasser, als Salz durch tierische Membranen hindurchgeht und zwar beide proportional, sodaß die Menge zunimmt, ohne daß dessen Konzentration gegenüber der Mutterflüssigkeit eine erhebliche Aenderung zeigt. Bei Transsudation von Eiweißlösungen geht mit steigendem Druck durch tierische Membranen sowohl mehr Wasser, als mehr Eiweiß; der Eiweißstrom wächst aber langsamer, als der Wasserstrom, sodaß der Prozentgehalt des Transsudates an Eiweiß mit steigendem Druck abnimmt. Dagegen ist die absolute, in der Zeiteinheit transsudierte Eiweißmenge bei höherem Druck größer als bei niederem Druck. Während ferner bei Salzlösungen mit der Zeit infolge Erweiterung der Poren unter dem Druck die Transsudationsgeschwindigkeit steigt, sinkt sie bei Transsudation von Eiweißlösungen mit der Zeit, es nimmt also die Durchlässigkeit der toten tierischen Membranen für kolloïde Flüssigkeiten mit der Dauer der Filtration ab, was nur dahin zu verstehen ist, daß kolloïde Flüssigkeiten wegen ihrer Viskosität die Poren der tierischen Membranen verstopfen. So hängt die Filtration, gleichwie die Osmose und Diffusion, auch von der Beschaffenheit der tierischen Membran ab. Die lebende Membran bleibt, dank den Stoffwechselvorgängen in deren Zellen, dauernd gleich leistungsfähig.

Gewebsflüssigkeit und Lymphe.

Das in den Kapillargefäßen strömende Blut ist durch die dünne, nur aus einer einfachen Lage von Zellen bestehende Kapillarwand von den Geweben getrennt. In diesen findet sich in den Spalten eine Flüssigkeit, welche die eigentlichen Gewebselemente, die Elementarorganismen, umspült, die Parenchym- oder Gewebsflüssigkeit. Sie sammelt sich als Lymphe in besonderen Kanälen und fließt in den Lymphgefäßen zu größeren Lymphstämmen zusammen. Die Gewebsflüssigkeit stammt aus dem Blute und kehrt durch die Lymphgefäße zum Blut zurück; manche Bestandteile treten aber auch direkt durch die Kapillarwand in das Blut über.

Die Parenchymflüssigkeit und die Lymphe stellen das Verkehrsmittel dar zwischen dem Blute und den Geweben. Vermittelst ihrer werden die Organe und Gewebe vom Blute mit flüssigem Ernährungsmaterial versorgt, während außerdem der Sauerstoff des Oxyhämoglobins durch die dünne Kapillargefäßwand hindurch von den Gewebszellen angezogen wird (S. 98), sodaß diese außer dem Ernährungsmaterial auch noch den zur Erfüllung ihrer Funktionen unentbehrlichen Sauerstoff erhalten. Auf der anderen Seite nimmt

die Lymphe die durch den Stoffwechsel der Gewebe gebildeten Substanzen auf, sowohl die als Schlacke abgeschiedenen Dissimilationsprodukte, als auch die neugebildeten Stoffe, die an anderer Stelle, in anderen Organen für die normale Funktion von Bedeutung sind. Die (makroskopisch sichtbaren) Lymphgefäße haben Rudbeck und Bartholinus (um 1650) entdeckt.

Die Lymphgefäße nehmen in allen Organen und Geweben, mit Ausnahme der Horngewebe, ihren Ursprung. Ihre ersten Anfänge finden sich in dem überall verbreiteten Bindegewebe, und zwar werden die Wurzeln der Lymphgefäße durch die (einer eigenen Wand entbehrenden) Lücken und Spalten im Bindegewebe zwischen den Fibrillen und Fibrillenbündeln selbst gebildet. Jene kanalartigen, netzförmig mit einander anastomosierenden Gewebslücken, die Saftkanälchen, sind nach der Entdeckung von v. Recklinghausen oft mit einer einfachen Schicht flacher kernhaltiger Endothelien besetzt, die sich durch Behandlung mit einer $^1/_4$ proz. Lösung von Silbernitrat darstellen lassen. Entsprechend diesem Verlaufe der Lymphgefäßwurzeln lassen sich die Lymphbahnen auch auf die einfachste Weise künstlich mit Flüssigkeiten, in denen feinkörniger Farbstoff suspendiert ist, erfüllen „injizieren“: man braucht nur die fein zugespitzte Kanüle einer gefüllten Injektionspritze in das betreffende Organ einzustoßen und den Spritzenstempel langsam herunterzudrücken.

In den serösen Höhlen des Körpers ist eine andere Art des Ursprunges der Lymphbahnen ermittelt. Befestigt man nach v. Recklinghausen das einem Kaninchen ausgeschnittene sehnige Zentrum des Zwerchfells auf einen Korkring, sodaß die Peritonealfläche nach oben sieht, und betrachtet das gut durchsichtige Objekt unter dem Mikroskop, während man einen Tropfen Milch hinzufügt, so findet man einige Stellen, an denen die Milch im Strudel, gleichsam in einen Trichter hineinfließt; es füllen sich dann auch die auf der Pleuralfläche verlaufenden Lymphbahnen mit der Milch an. Es läßt sich nun durch Behandlung des Objekts mit einer $^1/_4$ proz. Silbernitratlösung zeigen, daß auf der Peritonealfläche zwischen den die Oberfläche überziehenden Endothelzellen, deren Grenzen sich mittels des Silbers schwarz färben (Fig. 34), sich hier und da rundliche oder polygonale Oeffnungen (St und St′) finden. Durch diese kann Flüssigkeit eindringen und in weiter anschließende Lymphbahnen übergehen. Je größer der Druckunterschied zwischen Peritoneal- und Pleuralfläche des Zwerchfells ist, desto schneller wird das Aufsteigen der Flüssigkeit aus dem Bauchnach dem Brustraume hin erfolgen; es erweisen sich also die normalen Verhältnisse in dieser Hinsicht als besonders günstig, insofern bei jeder Inspiration innerhalb der Bauchhöhle der Druck ansteigt, während er innerhalb der Brusthöhle

Fig. 34.

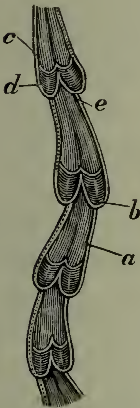


Die Endothelien und Stomata des Zwerchfells. Silberbild.

abnimmt. Aehnliche offene Mündungen finden sich auf der Pleuralfläche des Zwerchfells. Demnach bilden die grossen serösen Höhlen des Körpers mit den Lymphgefäßen einen integrierenden Bestandteil des Lymphgefäßsystems.

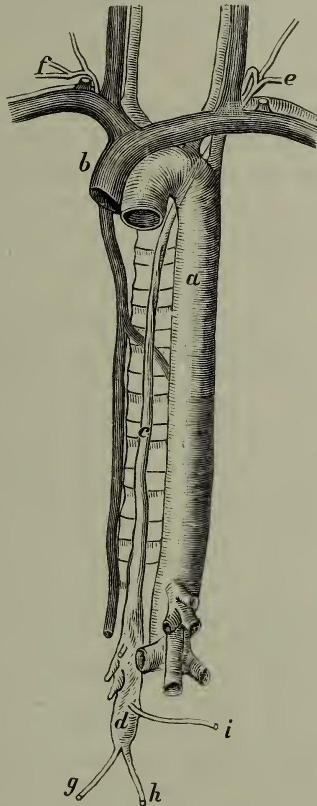
Endlich sind an vielen Stellen im Körper die Blutgefäße (kleinste Arterien und Kapillaren) von Lymphgefäßen gewissermaßen eingescheidet, verlaufen in den Axen der Lymphgefäße, so im Zentralnervensystem, in den Speicheldrüsen, im Hoden, im Knochen (von His zirkumvaskuläres Kanalnetz genannt).

Fig. 35.



Lymphgefäss m. Klappen, aufgeschnitten.

Fig. 36.



Einmündung der Lymphgefässe in die Blutbahnen. a Aorta. b V. anonyma.

Von den wandungslosen Wurzeln der Lymphbahnen abgesehen, bilden die größeren Lymphgefäße ein selbständiges, mit eigenen Wandungen versehenes Röhrensystem. Die Lymphgefäße (Fig. 35) bestehen, wie die Venen (S. 50), aus drei, nur dünneren Häuten, deren mittlere auch glatte Muskelfasern führt, und sind ebenfalls von Strecke zu Strecke, nur in viel geringerem Abstande als in den Venen, mit je zwei halbmondförmigen Klappen (d, b) versehen (Mascagni 1784), analog den Semilunarklappen (S. 41). Der Hohlraum der Klappe, die Klappentasche, sieht, wie bei den Venen,

stets nach dem Herzen zu. Unmittelbar über jeder Klappe ist das Lymphgefäß weiter (a, c) als unterhalb (e), daher die klappenreichen Lymphgefäße rosenkranzförmig erscheinen. Die Lymphgefäße sammeln sich von den unteren Extremitäten her und münden (Fig. 36) rechterseits durch den Ductus lymphaticus dexter f in den Bildungswinkel der rechten V. anonyma (Angulus venosus dexter); linkerseits durch den Ductus thoracicus e in den Bildungswinkel der linken V. anonyma (Angulus venosus sinister), nachdem der Ductus noch vorher den Truncus jugularis und subclavius sin. (e) aufgenommen hat. In ersteren ergießen sich nur die Lymphgefäße der rechten Kopf-, Hals-, Brusthälfte und der rechten Ober- resp. Vorderextremität, sodaß der Ductus thoracicus der Sammelpunkt aller Lymphgefäße des Körpers bis auf die der rechten oberen Körperhälfte ist. Zur Bildung des Ductus thoracicus treten dicht unter der abdominalen Fläche des Zwerchfells die beiden Trunci lymphatici lumbales g und h, welche die gesamte Lymphe von den unteren Extremitäten und von den Beckenorganen abführen, sowie der Truncus lymphaticus intestinalis i zusammen, in dessen sackförmig erweitertes Ende, Cisterna chyli d, die Trunci lumbales zumeist einmünden. An den Mündungstellen der Ductus in die Anguli venosi befinden sich Klappen, die den Eintritt des Blutes in die Ductus verhindern.

Chemie der Lymphe. Die Lymphe, wie man sie aus größeren Lymphstämmen der Extremitäten oder aus dem Ductus thoracicus nüchterner Tiere gewinnt, ist eine wasserhelle opalisierende Flüssigkeit von schwach alkalischer bis neutraler Reaktion und salzigem Geschmack; ihr spezifisches Gewicht beträgt 1·017 bis 1·023. Man trifft darin, zumal bei Untersuchung des Inhaltes größerer Lymphgefäße, mehr oder weniger zahlreiche körperliche Elemente an, die Lymphkörperchen. Die Lymphe stellt die abfließende Gewebsflüssigkeit dar, sie ist also Gewebsflüssigkeit vermindert nur um diejenigen Stoffe, welche die betreffenden Gewebe zum Ersatz der bei der Dissimilation in ihnen verloren gegangenen an sich gezogen und verbraucht haben, andererseits aber vermehrt um einen Teil von den Stoffwechselprodukten der Gewebe. Es muß daher die Lymphe an verschiedenen Stellen des Körpers eine etwas verschiedene Zusammensetzung zeigen. Die Feststellung dieser Verhältnisse würde zweifellos unser Wissen von den in den einzelnen Geweben und Organen stattfindenden chemischen Umsetzungen wesentlich fördern und klären. Leider sind aber nur die größeren Lymphgefäße der Extremitäten und der Brustgang der Tiere zur Gewinnung von Lymphe geeignet, daher die bisher vorliegenden Analysen sich auch nur auf Lymphe beziehen, die den erwähnten Gefäßen, beim Menschen den außerordentlich seltenen Fällen einer Lymphfistel entstammt. Eine Vorstellung von der chemischen Zusammensetzung der Lymphe bei verschiedenen Tieren mag nebenstehende Tabelle geben.

Unter den Eiweißkörpern, rund 3 pCt., findet sich Serumalbumin nach I. Munk $2^1/_2$—4 mal so reichlich als Globulin, auch

Fibrinogen und Fibrinferment (S. 9, 27), beide nur in geringer Menge; meist findet sich nur 1 pro Mille Fibrin. Der Luft ausgesetzt, gerinnt daher die Lymphe nur langsam und unvollkommen; schneller und vollständiger auf Zusatz von ein wenig Blut. Der locker geronnene Lymphkuchen zieht sich ebenso wie der Blutkuchen nach einiger Zeit zusammen und preßt das Lymphserum aus sich heraus. An Fettkörpern, worunter neben Neutralfett auch Seifen, Cholesterin und Lecithin inbegriffen sind, kommen in jeder Lymphe Spuren vor, unter den Extraktivstoffen sind Zucker, Glykogen und Harnstoff nachgewiesen. Die anorganischen Salze der Lymphe bestehen, wie die des Blutserums (S. 15), hauptsächlich aus Natron- und Chlorverbindungen und zwar zu $^2/_3$ aus Chlornatrium, ferner aus Natriumkarbonat, etwas Kaliumphosphat, sowie Calcium- und Magnesiumphosphat. Von Gasen findet sich kaum eine Spur freien Sauerstoffs, dagegen bis zu 50 Volumproz. Kohlensäure, diese teils in fester chemischer Bindung an Natron, teils in locker gebundener, auspumpbarer Form.

100 Teile Lymphe enthalten:	Mensch	Pferd	Esel	Kuh
Wasser	95·2	95·8	96·5	96·4
Feste Stoffe	4·8	4·2	3·5	3·6
Fibrin	0·1	0·1	0·1	0·1
Albuminstoffe	3·5	2·9	2·7	2·8
Fett etc.	Spur	Spur	Spur	Spur
Extraktivstoffe . . .	0·3	0·1	0·1	0·1
Mineralsalze . . .	0·9	1·1	0·6	0·6

Der Umstand, daß die Lymphe frei von roten Blutkörperchen ist, daß sie qualitative Uebereinstimmung mit dem Blutplasma und ferner auch quantitative Uebereinstimmung mit diesem in Bezug auf den Gehalt an Mineralsalzen und Zucker und nur einen Mindergehalt an Eiweiß zeigt, alles dies entspricht so sehr den Gesetzen der Filtration durch tierische Membranen (S. 197), daß man lange Zeit die Gewebsflüssigkeit als einfaches Transsudat des Blutes aufgefaßt hat. Demgegenüber zeigte Heidenhain, dass man den Aortendruck innerhalb sehr weiter Grenzen ändern kann, ohne daß der Lymphfluß entsprechende Aenderungen aufwies, und ferner, daß es Mittel gibt, welche in die Blutbahn gespritzt ohne wesentliche Erhöhung des Blutdruckes den Lymphstrom vermehren. Solche Mittel, „Lymphagoga“, sind erstens Peptone, Blutegel-, Erdbeeren-, Krebsmuskelextrakt u. a., welche unter Erniedrigung des Blutdruckes die Lymphe vermehren und sie eiweißreicher als vorher machen, zweitens gewisse kristalloïde Substanzen, wie Zucker, Harnstoff, Kochsalz und andere Salze, die einen vermehrten und wasserreicheren Lymphstrom hervorrufen. Zur Erklärung dieser Erscheinungen wies Heidenhain darauf hin, daß es sich bei der

Filtration durch die Blutkapillaren um außerordentlich zarte Membranen handelt, deren lebende Zellen den Filtrationstrom nicht einfach durch sich hindurchtreten lassen, vielmehr vermöge ihrer chemischen Affinitäten bald diesen, bald jenen der gelösten Stoffe stärker an sich ziehen, bez. an das Filtrat abgeben können. Darum können auch Versuche an groben toten tierischen Membranen (Harnleiter, Harnblase) nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse im Leben bezogen werden. Gegenüber dieser von Heidenhain vertretenen aktiven sekretorischen Tätigkeit des Kapillarendothels suchten Starling, Cohnstein u. a. die mechanische Theorie der Lymphbildung zu stützen. Sie hoben hervor, daß es für die Lymphbildung nicht auf den arteriellen, sondern auf den kapillaren Blutdruck ankäme. So erhöht z. B. Unterbindung der Pfortader den Kapillardruck im Darm, Unterbindung der V. cava inf. über dem Zwerchfell den Kapillardruck in der Leber; und beidemal resultiert ein vermehrter Lymphstrom. Auch die Wirkung des Aortenverschlusses läßt sich im Sinne des Einflusses des Kapillardruckes deuten. Man kann danach im allgemeinen sagen: der Druck in den Blutkapillaren gibt die wesentliche Triebkraft für die Lymphbildung ab. Hierzu kommt, daß zwischen dem intrakapillaren Blute und dem extrakapillaren Transsudate auch noch beträchtliche osmotische Prozesse und Diffusionsvorgänge Platz greifen können und müssen, da letzterem durch Verbrauch in den Geweben stetig kristalloïde Stoffe (Zucker, Salze u. a.) entzogen, andererseits in den Gewebzellen aus dem Abbau des osmotisch kaum wirksamen Eiweiß hervorgehende stark osmotisch wirksame Stoffwechselprodukte (Harnstoff, Sulfate u. a.) beigemischt werden. Im Anschluß hieran hat neuerdings Asher auf Grund dieser Versuche mit Barbéra u. a. die Tätigkeit der Gewebzellen selbst als Haupttriebkraft für die Lymphbildung in den Vordergrund gerückt, sodaß nach ihm die Größe der Lymphmenge geradezu ein Maß für die „Arbeit der Organe“ ist.

Rolle der Lymphdrüsen. Die farblosen Zellen, die man zahlreich in der Lymphe findet, entstammen den Lymphdrüsen (lymphoglandulae), welche die von jedem Körperteile herkommende Lymphe ausnahmslos vor ihrem Eintritt in die Blutbahn zu durchströmen hat. Die Lymphdrüsen gehören in die Gruppe der (eines Ausführungsganges entbehrenden) sog. Blutgefäßdrüsen, die der Wechselwirkung zwischen Blut und Lymphe dienen.

Bau der Lymphdrüsen. Von der Albuginea, der bindegewebigen Hülle der Lymphdrüsen, erstrecken sich zahllose Fortsätze scheidewandartig ins Innere und bilden Hohlräume, Alveolen, die von der eigentlichen Substanz der Lymphdrüsen, den Lymphknötchen (noduli lymphatici) erfüllt sind. Sowohl die Albuginea wie die Septa enthalten neben bindegewebigen reichlich elastische Fasern. Die Knötchen stellen kleine runde bläschenförmige Körperchen von $^1/_2$—$^3/_4$ mm Durchmesser vor, die der Drüsenoberfläche ein körniges Aussehen geben; sie bestehen aus einem mehr oder weniger engen, feinsten, von Blutkapillaren durchzogenen bindegewebigen Netzwerk, dessen Knotenpunkten länglich ovale Kerne von Sternzellen aufsitzen, dem sog. Retikulum;

die Maschen des Letzteren sind mit morphotischen Elementen, dem sog. Lymphkörperchen (Lymphocyten) dicht erfüllt. Diese sind kleiner als die roten Blutscheiben, haben eine kuglige Gestalt und einen, den sehr großen hellen Kern mit Kernkörperchen umgebenden, nur ganz schmalen Protoplasmasaum. Das Knötchen selbst füllt den Hohlraum, in dem es liegt, nicht vollständig aus, es ist von den Septa durch einen schalenartigen Hohlraum, den Lymphsinus, geschieden. In diesen ergießt sich aus den in den Septis verlaufenden Lymphgefäßen, den Vasa afferentia, die Lymphe und umspült so die Knötchen allseitig. Der Hohlraum des Lymphsinus ist seinerseits von einem sehr weitmaschigen Bindegewebsnetz durchzogen; durch die „Spannfasern" dieses Netzes wird das Knötchen innerhalb der Alveolen suspendiert erhalten, wie die Stickerei im Rahmen. Aus dem Lymphsinus kann die Lymphe, mit Lymphocyten beladen, durch Vasa efferentia abfließen; die von der Lymphe entführten Lymphocyten werden von den im Knötchen zurückgebliebenen ersetzt durch mitotische Teilung, die durch den Reiz der in der Lymphe befindlichen, aus den Geweben stammenden Tätigskeitprodukte (Asher) angeregt wird. Die Blutgefäße der Lymphdrüsen verbreiten sich in den Septis und im Retikulum.

Von dem Augenblick an, wo die von den Extremitäten herströmende Lymphe die Lymphdrüsen passiert, wird sie mit den aus den Lymphknötchen gewissermaßen ausgespülten Lymphkörperchen beladen. Zugleich wird der Lymphstrom außerordentlich verlangsamt, muß er doch durch die dicht gepreßten Haufen der Lymphkörperchen, also durch ein außerordentlich dichtes und feines Filter hindurchtreten. Hauptsächlich wohl durch die aus den Lymphknötchen ausgespülten Lymphzellen, die, indem die Lymphe dem Blute zugeleitet wird, im Blute als Lymphocyten (S. 24) sich vorfinden, ist es bedingt, daß die Extremitätenlymphe wasserreicher und eiweißärmer ist als die des Rumpfes.

Wie fein das Filter der Lymphdrüsen ist, erhellt daraus, daß mit dem Lymphstrom zugeführte suspendierte Partikelchen in den Lymphdrüsen auf- und zurückgehalten werden und, wenn dieselben unlöslich sind, das ganze Leben hindurch in den Lymphdrüsen liegen bleiben können. Bei Tätowierung der Haut, am häufigsten des Armes mit Zinnober oder Kohle, gelangen von den Hautstichen Farbstoffpartikelchen in die unter der Epidermis sich verbreitenden Lymphspalten, werden von hier mit dem Lymphstrom fortgeführt bis in die Drüsen der Ellbeuge und der Achsel, von denen sie zurückgehalten werden. Man findet dann diese Drüsenknötchen auch noch nach Jahrzenten mit Farbstoffpartikelchen erfüllt. Nicht allein solche mechanich der Lymphe beigemischten Bestandteile werden in den Lymphdrüsen festgehalten, sondern gewisse tierische Gifte, die in den Lymphdrüsen eine Entzündung mit Anschwellung der Drüsensubstanz hervorrufen. So schwellen die Leistendrüsen bei einer durch Ansteckung bewirkten Entzündung der Genitalien an, so die Drüsen des Ellbogens und der Achsel, wenn gelegentlich einer Verletzung der Finger bei Leichenöffnungen Fäulnisgift in die Lymphwege gelangt. Wahrscheinlich werden giftige Stoffe und Kleinlebewesen, die in die Lymphbahnen eindringen, von den Lymphzellen gefressen (Phagocytose, S. 25) und dadurch unschädlich gemacht.

Bei Fröschen ist die Haut mit dem Muskelkörper nicht verwachsen, sondern lose demselben aufgesetzt und nur an einigen Stellen durch eine Art zarter

bindegewebiger Scheidewände mit den oberflächlichen Muskelfascien verbunden. Diese Räume zwischen Haut und Muskelkörper stellen ausgedehnte Lymphgefäße, gleichsam Lymphseen vor. Dafür entbehren die Frösche, wie die Amphibien überhaupt, der Lymphdrüsen.

Bewegung der Lymphe. Aus den Beobachtungen, die man an angeschnittenen und mit Kanülen armierten Lymphgefäßen macht, geht hervor, daß die Lymphe sich kontinuierlich, nur mit variabler Geschwindigkeit von den Extremitäten und vom Kopf nach dem Rumpf, in der Richtung nach der Einmündung der großen Lymphstämme in die Vv. subclaviae zu bewegt. Was ist nun die Ursache für die Bewegung der Lymphe? Johannes Müller hat (1833) bei den Amphibien und einigen Reptilien in der Bahn des Lymphgefäßsystems Lymphherzen entdeckt, kurz danach hat sie Panizza auch bei Schlangen und Krokodilen gefunden. Diese Lymphherzen sind aus quergestreifter Muskulatur gebildete und mit Klappen versehene Säckchen, die sich analog dem Blutherzen rhythmisch kontrahieren (S. 33).

Die Amphibien besitzen je 4 solcher Lymphherzen, 2 vordere (Axillarherzen) und 2 hintere (Sakralherzen), die Reptilien nur 2 hintere. Beim Frosch erkennt man zu beiden Seiten des Steißbeinendes zwischen den Mm. iliococcygei und den vom Becken zur Hinterfläche der Schenkel verlaufenden Muskeln (Glutaei, pyramidales etc.) zwei rhythmisch, etwa 60mal in der Minute pulsierende Bälge. Die vorderen Lymphherzen des Frosches liegen mehr verborgen symmetrisch über den Querfortsätzen des dritten Rückenwirbels. Bei den Cheloniern (Meeresschildkröten) werden die Lymphherzen bis zu 3cm lang und pulsieren nur 3—4 mal in der Minute, sodaß auch hier, wie beim Blutherzen (S. 48), das Gesetz gilt, daß die Pulsation um so häufiger ist, je kleiner das Tier. Von der Pulsation des Blutherzens ist die der Lymphherzen durchaus unabhängig. Die Lympherzen versehen die Funktion, die Lymphe herzwärts zu treiben. Bringt man daher durch Einspritzung des amerikanischen Pfeilgiftes (Curare) die Lymphherzen zum Stillstand, während das Blutherz ungestört fortschlägt, so stockt die Fortbewegung der Lymphe, die Lymphseen schwellen von Lymphe an derart, daß sie prall damit gefüllt sind. Hierdurch ist der Beweis geliefert, daß die Lymphherzen die Lymphgewegung wesentlich fördern. Von der Abhängigkeit der Bewegung der Lymphherzen vom Zentralnervensystem wird später die Rede sein.

Bei den Säugetieren und Vögeln sind indes Lymphherzen nicht nachgewiesen. Welches sind hier die Triebkräfte für die Lymphbewegung? C. Ludwig und Noll führten beim Hunde in eins der großen Halslymphgefäße eine Kanüle ein und verbanden sie mit einem U-förmigen Manometer (S. 68), das mit starker Sodalösung (spez. Gewicht = 1·08) erfüllt war; sie sahen den Druck im Lymphgefäße Maxima und Minima zeigen, synchron mit den Atembewegungen, bei heftiger Muskelanstrengung stieg der Druck an. Abgesehen hiervon fand sich konstant ein geringer positiver Druck; im Halslymphstamm des Hundes entsprach dieser Seitendruck einer Flüssigkeitsäule der Sodalösung von 8—10 mm Höhe, bei Pferden fand ihn Weiß zu 10—20 mm Sodalösung.

Unterbindet man ein Lymphgefäß, so füllt sich der peripherische Abschnitt strotzend, während der zentrale, nach dem Herzen zu gerichtete sich entleert: es wird also die Lymphe durch eine Rückenkraft, vis a tergo, vorwärts bewegt, die von den Wurzeln der Lymphgefäße aus wirkend die Lymphe in die Anfänge des Systems mit solcher Kraft eintreibt, daß sie ständig nach dem Rumpf in der Richtung nach der Einmündung der Lymphstämme in die Venen strömen muß. Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist nach C. Ludwig nichts anderes als der Blutdruck. In der Mitte der Kapillarbahn ist der Blutdruck etwa halb so groß als in der Aorta (S. 70), und unter diesem Druck erfolgt die Transsudation in die Gewebe und Organe. Da die Lymphspalten in den Gewebsinterstitien zwischen den Kapillarmaschen ihren Ursprung nehmen, so wird das Transsudat, aus dem die Lymphgefäße aufsaugen, ebenfalls unter dem Kapillardruck stehen, nur daß er vermindert ist um eine gewisse Größe, entsprechend dem von den Kapillargefäßwänden und der Spannung der Gewebe geleisteten Widerstande.

Der Blutdruck in den Kapillaren schiebt die Lymphe in die Lymphspalten hinein; der stetige Ueberdruck, der im Halslymphstamm 8—20 mm Sodalösung beträgt, ist der Rest jenes Druckes, nachdem er den Widerstand in den Lymphgefäßen uvd vollends in den Lymphdrüsen überwunden und dadurch sehr viel von seiner ursprünglichen Größe eingebüßt hat. Daß auch auf Grund neuerer Untersuchungen der Druck in den Blutkapillaren als die wesentliche Triebkraft für die Lymphbildung und -Bewegung hingestellt worden ist, wurde bereits oben (S. 203) erwähnt; und ebenso, daß gegenwärtig darüber noch Streit herrscht, ob dies physikalische Moment für alle Fälle ausreicht, oder ob nicht daneben noch andere Triebkräfte (die Tätigkeit der Endothelzellen oder der Gewebszellen selbst) heranzuziehen sind.

Außer dieser stetig wirkenden Triebkraft sind noch Hülfskräfte für die Lymphbewegung vorhanden: die Atembewegungen und die Muskelbewegungen überhaupt. Der in der Brusthöhle verlaufende Ductus thoracicus steht, wie schon erörtert (S. 119), unter negativem Druck, es wird also eine Ansaugung des Inhaltes der peripherischen, unter dem vollen Atmosphärendruck stehenden Lymphgefäße nach dem Brustgange stattfinden, und diese Ansaugung der Lymphe von der Peripherie zentralwärts wird noch dadurch befördert, daß in dem Endteil der Vv. subclaviae, in den die Lymphstämme einmünden, ebenfalls ein geringer, meist sogar negativer Druck herrscht, der bei jeder Inspiration noch stärker negativ wird. Beim Pferde bestimmte Weiß den Druck im Ductus thoracicus zu 12 mm Quecksilber und sah denselben bei tiefen Inspirationen sogar negativ werden. Die Muskelbewegungen befördern die Lymphbewegung in gleicher Weise, wie die Blutbewegung in den Venen (S. 74). Die Lymphgefäße führen wie die Venen Klappen, und zwar sieht die Klappentasche stets nach dem Herzen zu (S. 201, Fig. 35). Kontrahieren sich nun die Muskeln einer

Extremität, so werden die zwischen ihnen gelegenen Lymphgefäße komprimiert, der Inhalt derselben strebt peripherisch und zentralwärts nach Orten niederen Druckes auszuweichen. Peripherisch wird dies unmöglich gemacht, indem unter dem Druck der regurgitierenden Lymphsäule die Klappen sich stellen und die Passage peripheriewärts abschließen. Es wird daher unter dem Druck der sich kontrahierenden Muskulatur der Inhalt der benachbarten Lymphgefäße zentralwärts, herzwärts fortgeschoben. So lange ein Tier, z. B. ein Hund, ruhig daliegt und uud seine Gliedmaßen nicht bewegt, sieht man aus der in das Endstück des Brustganges am Halse eingebundenen Kanüle die Lymphe außerordentlich langsam ausfließen. Sobald aber das Tier Bewegungen macht, nimmt die ausfließende Lymphmenge zu; noch reichlicher sieht man den Lymphstrom fließen, wenn die eine oder die andere Extremität rhythmisch in Bewegung versetzt wird, z. B. das Hinterbein erhoben und durch Beugung im Hüft- und Kniegelenk dem Leibe genähert wird. Solche rhythmischen Bewegungen, sog. Pumpbewegungen verstärken den Lymphstrom außerordentlich. Nach Hamburger steigt beim Pferde die Menge der aus dem Halsstamm ausfließenden Lymphe beim Fressen oder bei allgemeiner Muskelarbeit (Gehen. Zugleistung) auf das 3—5 fache. Endlich kommt als Hülfstriebkraft noch die Kontraktilität der Muskeln der Darmzotten (S. 213) und der muskelführenden (S. 201) größeren Lymphgefäße und des Brustganges hinzu.

Auch die Muskulatur des Rumpfes gibt der Lymphbewegung einen Impuls. Die Zwerchfellmuskulatur, sowie die Sehnen und Aponeurosen besitzen nach C. Ludwig und Schweigger-Seidel ein doppeltes System von Lymphgefäßwurzeln, ein tiefer gelegenes und ein oberflächliches Netz, welch letzteres in klappentragende Lymphgefäße übergeht. Bei jeder Bewegung werden die tiefer gelegenen Lymphgefäße angespannt und saugen Lymphe an, während die oberflächlichen komprimiert werden und ihren Inhalt in die klappentragenden Lymphgefäße entleeren; in der darauf folgenden Ruhepause wird der Inhalt des tieferen Netzes in das nunmehr freie oberflächliche Netz angesogen. Durch diesen Pumpmechanismus des Zwerchfells wird bewirkt, daß trotz stetiger Transsudation sowohl in der Brust-, wie Bauchhöhle stets nur eine minimale Flüssigkeitsmenge die Oberfläche der Wandungen überzieht.

Unter normalen Verhältnissen ist in den serösen Höhlen, die als große Lymphräume angesehen werden können (S. 200), die Menge der Lymphe oder „serösen Flüssigkeiten" so gering, daß eine chemische Analyse derselben sich kaum ausführen läßt. Unsere Kenntnisse dieser serösen Flüssigkeiten, so der Peritoneal-, Pleural- und Perikardialflüssigkeit beziehen sich daher auf pathologische Transsudate. Im allgemeinen nähern sie sich hinsichtlich ihrer Zusammensetzung der Lymphe, sie besitzen eine alkalische Reaktion und einen wechselnden Eiweißgehalt. Am wasserreichsten ist die Cerebrospinalflüssigkeit, die kaum als Transsudat anzusehen ist; sie enthät nur $1^1/_4$ pCt. fester Stoffe, während in den übrigen serösen Flüssigkeiten sich $4—6^1/_2$ pCt. fester Stoffe finden. In

der Regel enthalten sie nur Fibrinogen und auch davon nur wenig, daher sie meist nicht spontan gerinnen, sondern erst auf Zusatz von ein wenig Blut (S. 27).

Es fehlt somit nicht an geeigneten Vorrichtungen, um die Ueberschüsse des Irrigationsstromes aufzunehmen und in das Blut zurückzuleiten. Wird indes einmal zu reichlich Lymphe abgeschieden, z. B. wenn das Blut einen zu hohen Wasser- und zu geringen Eiweißgehalt besitzt, sodaß die Flüssigkeitsmengen nicht vollständig von den Lymphwurzeln aufgesogen werden, oder stellen sich dem Abfluß der Lymphe in das Venensystem aus krankhaften Ursachen Hindernisse in den Weg, so sammelt sich die Lymphe in den Gewebsinterstitien an, es bilden sich Wasseransammlungen unter der Haut, Oedeme, und solche in den serösen Höhlen, Höhlenwassersuchten oder Hydropsien. Wenn sich in gelähmten Gliedern oder in solchen, die lange unbeweglich gelegen haben, Wasser ansammelt, so wird dies dadurch verständlich, daß eine der wesentlichsten Triebkräfte für den Lymphstrom, die Muskelbewegungen, fortgefallen sind.

Von großem Interesse wäre es, die Größe der gebildeten Lymphmengen zu kennen. Wenn auch die vorliegenden Bestimmungen der Ausflußmengen von Lesser, Heidenhain u. a. für die gleichen Zeiten innerhalb ziemlicher Grenzen schwanken, so läßt sich doch als Mittel daraus ableiten, daß ein mittelgroßer, nüchterner Hund von 10 kg in 24 Stunden 600 ccm oder pro Kilogramm und Stunde etwa $2^1/_2$ ccm Lymphe liefert. Bei Pferden erhielt Colin in 12 Stunden 8—21 kg Lymphe, von Rindern in 24 Stunden 21—95 kg, bei Schafen 3—$4^1/_2$ kg, bei Hunden, je nach deren Größe, $^1/_2$—2 kg Lymphe, entsprechend $^1/_{18}$—$^1/_7$ des Körpergewichts. Aus einer Brustgangfistel bei der Kuh erhielt Dastre rund einen Liter Lymphe per Stunde. I. Munk und Rosenstein sahen in einem Fall von Lymphfistel beim Menschen im Hungerzustande 70—120 g Lymphe stündlich ausfließen; die Ausflußmenge nahm bei Bewegungen und auf der Höhe der Verdauung zu. Hamburger hat vom Pferde beim Fressen 3 bis 4 mal, bei Körperarbeit 3—5 mal so viel Lymphe erhalten als in der Ruhe.

Resorption.

Interstitielle Aufsaugung. Da die Lymphgefäße sich überall im Körper verbreiten, so wird allerwärts unter der Haut, im Bindegewebe, in den Sehnen und Aponeurosen, serösen Höhlen u. s. w. eine Aufnahme (unter einem gewissen Druck eingespritzter) gelöster oder aufs feinste verteilter Stoffe stattfinden können, die dann weiterhin mit dem Lymphstrom in die Blutbahn oder, wofern es sich um gelöste Substanzen handelt, durch Diffusion in das viel schneller strömende Blut der die Lymphspalten umspinnenden Blutkapillaren gelangen. Man hat diese Aufnahme, weil sie in den Interstitien der Gewebe statthat, wo die Lymphwurzeln liegen, auch wohl als interstitielle Resorption bezeichnet. Dagegen werden von den Lymphgefäßen fortgeführte feinste ungelöste, nur mechanisch suspendierte Partikel von den Lymphdrüsen abgefangen,

gewissermaßen abfiltriert und bleiben in ihnen liegen (S. 205). Auf der interstitiellen Resorption beruht eine Methode der Applikation von Arzneimitteln, die neuerdings in umfangreicher Weise verwertet wird, die „subkutane oder hypodermatische Injektion“, wobei gelöste Arzneistoffe mittels einer, mit einer feinen Stichkanüle versehenen kleinen Spritze, „Pravaz'sche Spritze“, in das Unterhautbindegewebe, wo Lymphbahnen sich reichlich verbreiten, eingeführt werden. So können auch subkutan injizierte Nahrungstoffe: Zucker und Eiweiß in wässeriger Lösung, auch Fettemulsionen resorbiert werden, allerdings in — gegenüber dem Darm — nur mäßigem Grade.

Die weitaus umfangreichste Resorption, die Aufsaugung der Nährstoffe geschieht im Darm. Wir haben oben (S. 128) es als das eigentliche Prinzip der Mechanik und Chemie der Verdauung hingestellt, unlösliche Nährstoffe in Lösung überzuführen, ferner zwar lösliche, aber in schwer angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossene Nährstoffe auszulaugen, endlich gewisse in wässrigen Lösungen aller Art unlösliche Stoffe, wie die Fette und Oele, z. T. in wasserlösliche Form, Seifen (S. 174), überzuführen, z. T. in feinste Tröpfchenform zu verteilen. So wird Stärkemehl vom Mund- und Bauchspeichel in Dextrin und Zucker umgewandelt, in Wasser unlösliche oder koagulierte Eiweißstoffe durch den Magensaft und den Bauchspeichel in Albumosen, Peptone und andere wasserlösliche Modifikationen übergeführt, ferner die in Wasser unlöslichen oder nur schwer löslichen Salze, z. B. Erdkarbonate und Erdphosphate, durch die Säure des Magensaftes zum beträchtlichen Teil gelöst, endlich die mit Wasser nicht mischbaren Fette durch den Bauchspeichel verseift, z. T. durch ihn, sowie durch die Galle und den Darmsaft in feinste Verteilung gebracht, in eine gute Emulsion verwandelt. Nun verbreitet sich überall im Darm vom Munde bis zum After dicht unter dem Schleimhautepithel ein reichliches Netz von Blut- und Lymphgefäßen.

Zwischen dem Inhalt der Blut- und Lymphgefäße einerseits und dem Darminhalt andererseits kann durch das Schleimhautepithel und die permeablen Gefäßwände hindurch nach den bekannten Gesetzen der Osmose (Membrandiffusion, S. 193), ein Stoffaustausch stattfinden: auf diesem Wege können Mineralsalze, Zucker und z. T. auch die nur schwer diffundierenden Seifen aus dem Darmrohr in das in der Darmwand strömende Blut und in die Lymphe übertreten, sobald der Darminhalt an Salzen resp. Zucker oder Seifen reicher ist als das Blut und die Lymphe, während der Wasserstrom dem osmotischen Druck folgt. Und zwar wird der Uebertritt dieser Stoffe um so schneller erfolgen, je größer der Unterschied in der Konzentration an Salzen, Zucker und Seifen zwischen Darminhalt einerseits, Blut und Lymphe andrerseits ist.

Die Diffusion zwischen Blut und Darminhalt wird dadurch außerordentlich befördert, daß infolge der raschen Blutströmung stets neue Flüssigkeitschichten dem Darminhalt gegenüberstehen, sodaß es niemals zu einem Konzentrationsausgleich zwischen dem Darm-

inhalt und dem in der Darmwand strömenden Blut kommen kann. Aber nicht nur die Oberfläche auf Seiten des Blutes (und der Lymphe) wird in jedem Momente erneuert, sondern auch die des Darminhaltes; jede peristaltische Bewegung mischt den Darminhalt durch einander, erneuert also die Oberfläche der diffundierenden Flüssigkeitschicht und hierin, in der dadurch gesetzten Vergrösserung der Oberflächen liegt, nächst der Fortbewegung des Inhaltes den Darm entlang, der Wert der Darmperistaltik für die Resorption.

Nun aber hat es sich gezeigt, daß die Resorption von Wasser und Salzen sich nicht durch die gewöhnlichen Gesetze der Osmose (Diffusion) erklären läßt, denn aus Salzlösungen, die mit dem Körper isotonisch sind, wird sowohl Wasser als Salz resorbiert. Erst wenn man die Darmepithelien durch Fluornatrium oder nach Cohnheim durch Kaliumarseniat oder Chinin funktionell (nicht anatomisch) schädigt, dann findet der Austausch nach den Gesetzen der Diffusion statt. Vollends kann die Resorption der Eiweiße und Fette nicht durch Osmose erfolgen. Wir haben oben gesehen (S. 196), daß aus einer Eiweißlösung nur Spuren von Eiweiß in eine durch eine tote tierische semipermeable Membran getrennte Flüssigkeit übertreten, aber auch dies nur, wenn der Unterschied der Konzentration in Hinsicht des Eiweiß zwischen beiden erheblich ist. Wie soll aber in das Blutplasma, das schon an sich 7—8 pCt. Eiweiß enthält, oder in die Lymphe, deren Eiweißgehalt 3 pCt. und darüber beträgt, Eiweiß aus der Darmhöhle durch Diffusion eintreten? Eher könnten noch die in Wasser leicht löslichen und verhältnismäßig gut diffundierenden Peptone in das Blut oder die Lymphe auf dem Wege der Membrandiffusion übertreten. Endlich kann auch die nur bei gelösten Sustanzen stattfindende Diffusion für die nur mechanisch, wenn auch sehr fein verteilten Partikelchen, wie emulgierte Fetttröpfchen, unmöglich in Anspruch genommen werden. Also muß zum mindesten die Resorption der Eiweiße (Albumosen) und der etwa emulgierten Fette in anderer Weise erfolgen. Es ist Hoppe-Seyler's Verdienst, schon vor 25 Jahren (1876), als die Resorption im Darm ausschließlich auf Membrandiffusion des Darminhaltes gegen das Blut bezw. die Lymphe der Darmschleimhaut zurückgeführt wurde, die Resorption ganz allgemein als eine Funktion der Darmepithelien erkannt zu haben, eine Anschauung, die weiterhin durch die Untersuchungen von Heidenhain und seinen Schülern wesentlich gestützt worden ist. Neben der Osmose, deren damals bekannte Gesetze man für die Gesetze der Osmose überhaupt hielt, während sie doch nur für semipermeable Membranen gelten, forderte Heidenhain eine den Zellen zukommende physiologische Triebkraft, die er sich als chemische Anziehung dachte. Neuerdings hat man die bisher beobachteten Erscheinungen noch einfacher dahin gedeutet, daß man die „mechanische Affinität“ (Ostwald) der resorbierenden Zellen zu den Stoffen, die im Protoplasma löslich sind (Overton, Friedenthal), wie Wasser, Mineralsalze, Zucker, Eiweiß, Fette, Lecithin, Seifen

als das ursächliche Moment erachtet, das jene Stoffe aus dem Darminhalt in die resorbierenden Zellen hinüberzieht. Läßt man ferner nicht außer Acht, daß die lebende Darmwand keine einfache semipermeable Membran ist, und daß daher der Flüssigkeitsaustausch durch sie hindurch nicht an die bisher berücksichtigten Gesetze der Diffusion gebunden ist, so können daneben Osmose und Filtration in ihren erweiterten Erscheinungen genügen, die Vorgänge bei der Resorption wenigstens qualitativ zu erklären. In den Zellen werden die übergetretenen Stoffe z. T. verbraucht, zum größeren Teil werden sie diesen Zellen durch den Blut- resp. Lymphstrom wieder entzogen, da das Blut und die Lymphe an jenen Stoffen ärmer ist. Dadurch werden in den resorbierenden Zellen stetig neue mechanische Affinitäten frei gemacht, sodaß immer weitere protoplasmalösliche Stoffe in die Zellen übertreten. Auch der vom Organismus getrennte und künstlich durchblutete Darm vermag noch reichlich protoplasmalösliche Stoffe aus dem Darminhalt zu resorbieren (Salvioli, O. Cohnheim).

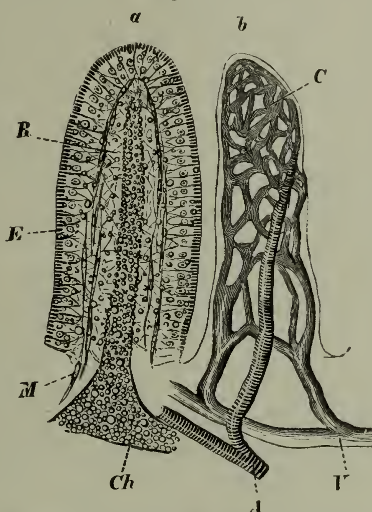
Bevor wir die Resorption weiter verfolgen, sei der Frage gedacht, an welchen Stellen des Darms erfolgt die Aufsaugung der Nährstoffe? In der Schleimhaut der Mundhöhle kommt es wohl zu keiner erheblichen Resorption, verweilen doch die Speisen nur zu kurze Zeit in der Mundhöhle, und sind sie doch noch wenig für den Uebertritt in die Säfte vorbereitet. Anders ist es schon im Magen. Einmal verweilen hier die Ingesta längere Zeit (S. 153), andererseits sind sie sowohl durch das Kauen als die Einwirkung des Mundspeichels und Magensaftes zum Teil schon geeignet gemacht. Aus dem Magen des Hundes, dessen Pylorus zuvor unterbunden oder durch einen aufgeblähten Kautschukballon verschlossen war, verschwanden in den Versuchen von Tappeiner und v. Anrep beträchtliche Mengen von Salz- und Zuckerlösungen in kurzer Zeit. Nach v. Mering resorbiert der leere Magen kaum Wasser; von CO_2-Wasser wird CO_2 reichlich resorbiert, desgleichen Alkohol, Zucker, in geringerem Maße Dextrin, Albumose resp. Pepton. Nach Brandl fördern Alkohol, außerdem auch andere lokal reizende Substanzen (Senföl, Pfeffer, 2 proc. Kochsalzlösung) die Resorption, sodaß also die Genußmittel nicht blos die Sekretion der Verdauungsäfte anregen, sondern auch noch die Resorption der verdauten Nahrungstoffe begünstigen.

Die Hauptresorptionstätte stellt indes der Dünndarm vor; seine Schleimhaut ist reichlich mit den, plattgedrückten Fingern ähnlichen, Zotten besetzt; Krause schätzt ihre Zahl im Dünndarm des Menschen auf rund 4 Millionen. Die Zotten stehen so dicht auf, daß zwischen ihnen eine freie Darmoberfläche nicht übrig bleibt. Durch die Zotten ist die resorbierende Darmoberfläche mindestens auf das 20fache vergrößert. Im allgemeinen sind die Zotten bei den Karnivoren reichlicher und deutlicher ausgebildet, als bei den Herbivoren. Die Zotten geben sich schon dadurch als Resorptionsorgane zu erkennen, daß sie während der Verdauung ein anderes Aussehen darbieten als im nüchternen Zu-

stande: bei Fettverdauung füllen sich nämlich die Epithelien, wie zuerst E. H. Weber beobachtet hat, reichlich mit Fett an.

Bau der Darmzotten. Das Stroma der Zotten (Fig. 37, a) wird gebildet von einem Netzwerk (R) sich kreuzender feiner Bindegewebsbälkchen mit eingelagerten Sternzellen nach Art des Retikulum der Lymphdrüsenfollikel (S. 204); das Retikulum ist mit kleinen Rundzellen (Lymphkörperchen) erfüllt. In der Axe jeder Zotte weichen die Bindegewebsbalken weit auseinander und lassen so einen oder zwei zentrale, mit einfachem Entothel ausgekleidete Längshohlräume (Ch) entstehen, größere Lymphräume, die mit den Saftlücken zwischen den Bindegewebsbalken in Verbindung stehen. In der Nähe der Zottenbasis geht das Lymphgefäß in einen mit eigener Wand und mit Klappen versehenen Lymphkanal über. Brücke hat im Zottenstroma vereinzelte glatte Muskelfasern (M) entdeckt, die in die Längsaxe bis zur Zottenkuppel hinauf steigen, später sind auch um den axialen Lymphraum ringförmig verlaufende Muskelfasern beschrieben worden. In jede Zotte (Fig. 37, b) tritt ferner von der Basis aus eine Arterie (A) ein, die neben dem Lymphgefäße emporsteigt, sich im peripherischen Abschnitt unmittelbar unter den Zottenepithelien in ein dichtes Kapillarnetz (C) auflöst, aus dem sich wieder ein bis drei venöse Stämmchen (V) sammeln; die Anordnung der Arterie und der daraus hervorgehenden Kapillaren, die der eines Regenschirmes vergleichbar ist, bewirkt, daß jedes Mal beim Einströmen des Blutes die Zotte aufgerichtet und besonders in ihrem oberen Teile verbreitert wird. Der bindegewebigen Grundlage sitzt das eigentümliche Epithel der Zotten (E, Fig. 37, a) auf. Diese Epithelien sind kegelförmig, und zwar ist ihre breite Basis nach dem Darmlumen gerichtet, ihr Protoplasma ist granuliert, besitzt einen bis zwei große Kerne und an der Basis einen glänzenden Kutikularsaum (Stäbchensaum). Das Fußende des Zellprotoplasmas steht höchst wahrscheinlich mit den in den Lücken zwischen den Bälkchen des Zottenstroma befindlichen Saftkanälchen in direkter Verbindung.

Fig. 37.



Darmzotten, auf der Höhe der Fettverdauung, schematisch.

Untersucht man die Darmzotten zu verschiedenen Zeiten der Fettverdauung mikroskopisch, so findet man hier und da vereinzelte Fetttröpfchen zwischen den Basalstäbchen der Epithelzellen, häufiger ist das Zellprotoplasma selbst dicht mit Fetttröpfchen erfüllt (Fig. 37, a). Wie gelangt nun das Fett in das Zottenepithel hinein? Am ehesten verständlich wird die Resorption im Darmkanal, wenn man sie mit Hoppe-Seyler als Funktion der lebenden Protoplasmen der Zottenepithelien auffaßt. Bei den niederen

Tieren, z. B. den Würmern, sind die Zottenepithelien wirklich amöboide Zellen und umfließen mit den Fortsätzen des Zelleibes, die sie ausstrecken, „Pseudopodien", die Fetttröpfchen des Chymus. Bei den Säugetieren und dem Menschen soll nach Thanhoffer der gestreifte Kutikularsaum sich ähnlich wie Pseudopodien verhalten. Wie dem auch sei, der mikroskopischen Beobachtung zufolge können die Zottenepithelien fein emulgiertes Fett aufnehmen, wobei Bewegungen ihres Protoplasmas zur Beförderung des Fettes aus den Zellen in das Zottenparenchym beitragen. Die unzweifelhaft die Resorption der Fette und Fettsäuren, sowie selbst der wasserlöslichen Seifen (Rosenberg) fördernde Wirkung der Galle (S. 175), nach I. Lewin auch die des Pankreassaftes, ist wahrscheinlich so zu deuten, daß jene Stoffe auf die Epithelien einen Reiz ausüben, bezw. deren Protoplasma zu den für die Stoffaufnahme erforderlichen Bewegungen anregen. Dagegen verhalten sich die Zottenepithelien anderen Partikelchen, z. B. feinsten Karmin- und Kohlenstäubchen gegenüber völlig passiv, sie nehmen sie nicht auf. Der Transsudationstrom, der von den Blutkapillaren nach dem axialen Lymphraum geht, führt das Fett in diesen hinein. Unterstützend wirken hierbei die Brücke'schen Muskeln (Fig. 37, M); indem sie sich während der Verdauung rhythmisch zusammenziehen, erweitern sie nach Spee den axialen Lymphraum und setzen gleichzeitig das Zottenparenchym unter stärkeren Druck; dadurch wird die in den Maschenräumen der Zotten enthaltene Flüssigkeit in den axialen Lymphraum hineinbefördert.

Derjenige Anteil vom Fett, der durch den Bauchspeichel im Verein mit der Galle in Fettsäuren und Glyzerin gespalten wird, kann als wasserlösliches fettsaures Alkali (Seife) resorbiert werden; nach Levin kommt nach Ausschluß von Galle oder Pankreassaft die Fettresorption überhaupt nur in Form von Seife zu Stande. Allein schon in den Zotten, wahrscheinlich schon in den Epithelzellen, vollzieht sich die synthetische Regeneration der Seifen und festen Fettsäuren zu Neutralfett, daher man selbst nach reichlichster Fütterung mit freien Fettsäuren, wie I. Munk gefunden, weder erhebliche Mengen von freien Fettsäuren, noch von Seifen in der abfließenden Darmlymphe (Chylus, S. 217) findet, vielmehr hauptsächlich eine Zunahme des Neutralfettes. Diese Regeneration der Seifen zu Neutralfett ist deshalb bedeutungsvoll, weil nach Munk direkt in das Blut eingeführte Seifen als Herzgifte wirken. In welchem Umfang das Fett als Emulsion, in welchem es nach vorheriger Spaltung in Form von Seifen bezw. von Fettsäuren resorbiert wird, darüber herrscht gegenwärtig noch Streit. Moore und Rockwood sind neuerdings dafür eingetreten, daß der Hauptanteil jedenfalls nicht als Emulsion, sondern als Fettsäure und Seifen und zwar durch eine spezifische Tätigkeit der Epithelzellen aufgesogen wird; dabei haben sie ganz besonders die Bedeutung der Galle für die Löslickeit der Fettsäuren und Seifen betont. Noch weiter ist neuestens Pflüger gegangen. Auf Grund seiner

Versuche vertritt er die Anschauung, daß alles Fett vorher gespalten werden muß, und daß es nur in löslicher Form als Fettsäuren bezw. Seifen zur Resorption gelangen kann.

Auch die Aufsaugung der Albumosen und Peptone im Darm ist höchst wahrscheinlich eine Funktion lebender Zellen, nach Heidenhain hauptsächlich der Zottenepithelien, nach Fr. Hofmeister auch der Lymphkörperchen des adenoiden Gewebes der Magen- und Darmschleimhaut. In den resorbierenden Zottenepithelien muß zugleich die Rückbildung der Albumosen und Peptone in (natives, koagulables) Bluteiweiß stattfinden; sind doch weder im Blute, noch in der Darmlymphe nach Eiweißfütterung jemals Albumosen oder Peptone anzutreffen. Diese Rückbildung der Albumosen (und Peptone) ist gleichfalls bedeutungsvoll, weil direkt ins Blut eingeführte Albumosen (oder ein bei der Eiweißverdauung entstehender, ihnen beigemischter Stoff [Pick und Spiro]), den Blutdruck außerordentlich stark herabdrücken, zur Betäubung und schließlich zum Tode führen. Auch das als Acidalbuminat (Syntonin) mit dem Chymus aus dem Magen übergetretene und das im Dünndarm noch nicht peptonisierte Nahrungseiweiß kann aktiv-cellulär resorbiert werden; kann doch nach Czerny und Latschenberger selbst in den Dickdarm eingeführtes Eiweiß zur Aufsaugung gelangen. Der Resorption von genuinem, nicht transformierten Eiweiß steht nichts mehr im Wege, seitdem I. Munk und Lewandowsky den Nachweis geführt haben, daß auch in die Blutbahn in langsamem Strom eingeführte gelöste Eiweißkörper (Albumin, Kasein, Albuminate, Nukleoproteïde) bis auf geringe Anteile verwertet werden. Freilich erfolgt nach Kobert die Resorption des Eiweiß und Fettes im Dickdarm nur langsam und unvollständig, diejenige gekochten Amylums nur teilweise. Nicht unbeträchtlich ist die Resorption im Mastdarm; von in wässeriger Alkalilösung emulgiertem Fett wird nur wenig aufgesogen, reichlicher nach Hamburger, wenn das Fett in Seifenlösung emulgiert wird. Daher kann man durch Einführung gelöster Nährstoffe (Milch mit Ei und Zucker versetzt) in den Mastdarm, wenn die Ernährung vom Magen aus versagt, einen Teil der Nährstoffe zur Resorption bringen, „ernährende Klystiere“.

Die Kohlehydrate werden im Darm reichlich (bis 500 g und darüber pro Tag) resorbiert, die Monosaccharide (s. S. 124) als solche, die Disaccharide werden wahrscheinlich erst invertiert; Rohrzucker schon durch die Salzsäure des Magens, dann durch den Darmsaft; Milchzucker nur durch den letzteren. Ob freilich die gesamte Menge der aufgenommenen Disaccharide invertiert werden muß, um resorbiert zu werden, ist fraglich. Die Hauptmenge der Kohlehydrate in der Nahrung bilden die Polysaccharide, darunter vorwiegend die Stärke (Amylum), sehr viel weniger dextrinähnliche Stoffe. Das Amylum wird durch Mund- und Bauchspeichel in lösliche Stärke (Amidulin), dann in Dextrine und schließlich in ein Gemisch von Isomaltose und Maltose und ein wenig Traubenzucker

gespalten. Da die Einwirkung des Mundspeichels nur kurze Zeit währt, so findet die Hauptumwandlung der Amylaceen im Darmrohr statt. Hier wird auch die zuerst gebildete Isomaltose in Maltose verwandelt und die letztere dann invertiert. Von 100 g Lösung werden in 1 Stunde 45—60 g Dextrose, Maltose, Rohrzucker, dagegen nur 25—30 g Milchzucker aus dem Darm resorbiert. Die Resorption des Zuckers findet aus hypotonischen und hypertonischen Lösungen statt. Gerade bei den Zuckern hat sich gezeigt, daß ihr Durchtritt durch die Darmwandung nicht in Beziehung zur osmotischen Spannung der Lösung steht. So wird Milchzucker schneller aus verdünnten als aus konzentrierten Lösungen aufgesaugt. Röhmann hat schon früher festgestellt, daß ebenso wenig beim Zucker wie bei den Mineralsalzen die Resorptionsgeschwindigkeit im Dünndarm der Diffusionsgeschwindigkeit parallel geht. Während nämlich Glaubersalz 15 mal so schnell diffundiert als Rohrzucker, wird dieser etwa 10 mal so schnell resorbiert als jener.

Wasser und Salze werden im ganzen Dünndarm vom Pylorus bis zur Valvula Bauhini reichlich resorbiert, weniger reichlich, doch immerhin noch beträchtlich im Dickdarm. Indem das Wasser mit den löslichen Salzen verschwindet, wird der dünnflüssige bis dickbreiige Chymus eingedickt und verläßt bei den meisten Tieren als fester Kot den Darm. Lösungen, die mit der Körperflüssigkeit isotonisch sind, werden im Jejunum besser resorbiert, als im Ileum (Lannois und Lepine). Aus verschiedenen derartigen Lösungen wird KCl viel weniger resorbiert als NaCl, obwohl die Kalisalze größere Diffusibilität durch tote tierische Membranen zeigen als Natronsalze. Auch bei Neutralsalzen hat man gefunden, daß die Resorptions- und Diffusions-Geschwindigkeit nicht parallel gehen. Hierzu kommt die Beobachtung, daß beim normalen Darm die Salzbewegung vom Lumen zum Gewebe viel leichter vor sich geht als umgekehrt (Cohnheim). Alle diese Erfahrungen weisen auch hier auf eine aktive Beteiligung der Epithelzellen hin.

In der Praxis pflegt man seit langer Zeit bei Blutarmut (Anämie) sowohl als bei typischer Chlorose Eisenpräparate (organische und anorganische) zu geben, um der mangelhaften Blutbildung bezw. Beschaffenheit entgegen zu treten. Gegen die Berechtigung solcher Darreichungen wurden aber Experimente angeführt, welche gegen eine Resorption des per os eingegebenen Eisens zu sprechen schienen. Während Eisensalze in neutraler nicht ätzender Form intravenös eingeführt schwere Schädigungen hervorrufen, tritt das nach viel größeren Dosen per os nicht ein. Ferner erscheint das Eisen nach intravenöser und subkutaner Einführung sehr bald im Harn, nicht aber nach Darreichung per os. Indessen ist durch neuere Untersuchungen (Kunkel, Hall, Macallum, Hofmann) die Resorption des Eisens sicher erwiesen, nur gelangt es nicht sogleich in den allgemeinen Blutstrom, sondern wird durch den Pfortaderkreislauf der Leber zugeführt und dort zunächst abgelagert, wie alle Metallgifte. Außerdem wird es auch in der Milz und im Knochenmark deponiert. Die Resorption des Eisens erfolgt hauptsächlich durch die Epithelzellen, in denen es sich auch mikrochemisch in Form feinster Körnchen nachweisen läßt, weiter-

hin gelangt es in die Leukocyten der Darmzotten und in das Plasma der Blutgefäße der Zotten. Abderhalden hat ferner gezeigt, daß sowohl das anorganische Eisen in der Milch (Eisenchlorid) als auch die organischen Eisenverbindungen (Haemoglobin, Haematogen, Hämatin) nach der Aufnahme per os resorbiert werden. In einer an natürlichen Eisenverbindungen ausreichenden Nahrung wirkt nur noch das anorganische Eisen günstig auf die Blutbildung, nicht das künstliche organische, sodaß sich also die anorganischen Präparate besser bewähren. An natürlichem Eisen reich sind Rindfleisch, Eigelb, Spinat wie überhaupt alle grünen, d. h. chlorophyllhaltigen Nahrungsmittel.

Chylus. In die Lymphgefäße der Schleimhaut des Dünndarms treten zur Zeit der Verdauung die emulgierten Fette der Nahrung über; infolge dessen erfüllt eine weißliche undurchsichtige, milchartige Flüssigkeit jene Lymphkanäle; diese emulgiertes Fett reichlich führende Darmlymphe bezeichnet man wegen ihres Aussehens als Chylus oder Milchsaft und ferner die Darmlymphgefäße als Chylusgefäße (1628 von Aselli entdeckt) zum Unterschied von den übrigen Lymphgefäßen, deren Inhalt, da Fett darin nur in Spuren vorkommt, leicht gelblich und fast durchsichtig ist. Bei Fütterung mit fettfreier Nahrung ist der Inhalt der Darmlymphgefäße nur opalisierend und von der Lymphe weder dem Aussehen, noch der chemischen Zusammensetzung nach zu unterscheiden.

Eine prächtige natürliche Injektion der Chylusgefäße auf der Darmoberfläche und zwischen den Platten des Mesenteriums erhält man, wenn man einem Hunde fettreiche Nahrung gibt und ihm 2—9 Stunden später die Bauchhöhle öffnet. Man sieht dann die kleinen milchweißen Chylusgefäße sich zu größeren Stämmchen sammeln, die Mesenteriallymphdrüsen durchsetzen und schließlich in der Wurzel des Gekröses allesamt zu einem einzigen Stamm konfluieren, dem Truncus lymphaticus intestinalis, der sich vor der Einmündung in den Ductus thoracicus zu einem langestreckten Sack, der Cisterna, erweitert (S. 201, Fig. 36, d und i).

Bezüglich der Wege, welche die Nahrungstoffe bei der Resorption einschlagen, haben die Tierversuche von C. Ludwig, Zawilski und v. Mering und die Beobachtungen von I. Munk und Rosenstein an einer Lymph-(Chylus-)fistel beim Menschen sicher dartun können, daß nur die Fette den Weg in die Lymphbahnen des Darms und zum Brustgang nehmen. Den Grund, weshalb die gelösten Stoffe: Wasser, Salze, Zucker, Eiweiß in die Blutbahnen übertreten, sucht Heidenhain in den anatomischen Verhältnissen, insofern in der Darmzotte das dichte Netz der Blutkapillaren sich unmittelbar unter den Epithelien ausbreitet (S. 213), während das axiale Chylusgefäß vom Zottenepithel außer dem Kapillarnetz durch das Zottenstroma getrennt ist, daher die leicht löslichen Stoffe zunächst von den Blutkapillaren abgefangen werden. Nur bei sehr reichlicher Aufnahme von Wasser und Zucker (auch Salzen) seitens des Zottenepithels entgeht nach Heidenhain und Röhmann ein Bruchteil ($^1/_{12}$—$^1/_8$) des Stromes der Abfangung durch das Blut und nimmt seinen Weg in die Chylusbahnen, beim Menschen mit Lymphfistel nach I. Munk

höchstens 1 pCt. des genossenen Zuckers. Auch nach reichlichstem Eiweißgenuß entführt der Chylus höchstens einen sehr geringen Bruchteil des Verdauten. Umgekehrt scheint ein Teil der emulgierten Fette den Weg aus dem Darm in die Blutbahnen zu nehmen, wie daraus hervorgeht, daß nach Fettgenuß ziemlich reichlich Fetttröpfchen in den Leberzellen angetroffen werden, „physiologische Fettinfiltration“, die aber schon nach wenigen Stunden daraus wieder verschwinden. Ist dem aber so, dann darf sich der Chylus verdauender Tiere nur in Bezug auf den Fettgehalt von der Lymphe (und dem Chylus) nüchterner Tiere unterscheiden. Und dies ist in der Tat der Fall, wie nachfolgende Analysen des Chylus von I. Munk, C. Schmidt, Fr. Simon und Rees beim Vergleich mit den oben (S. 203) gegebenen der Lymphe zeigen.

100 Teile Lymphe enthalten:	Mensch	Hund	Pferd	Esel
Wasser	92·2	91·2	92·8	90·2
Feste Stoffe	7·8	8·8	7·2	9·8
Fibrin	0·1	1·0	0·1	0·4
Albuminstoffe	3·2	2·7	4·0	3·5
Fett etc.	3·3	4·9	1·5	3·6
Extraktivstoffe	0·4	0·3	0·8	1·6
Salze	0·8	0·8	0·8	0·7

Der Chylus besitzt (gegen Lackmus) eine alkalische Reaktion und einen salzigen Geschmack; sein spez. Gewicht beträgt 1·018—1·025; kurze Zeit, schon 10 Minuten nach seiner Entfernung aus dem Körper, gerinnt er; das lockere Koagulum preßt, ähnlich wie bei der Lymphe, innerhalb der nächsten 2—4 Stunden ein mehr oder weniger milchweißes Serum aus. Der Chylus enthält 7—10 pCt. feste Stoffe, und dieses Plus von 3—4 pCt. gegenüber der Lymphe kommt ausschließlich auf Rechnung seines Fettgehaltes. Der höchste Gehalt an Fett ist im Chylus des Hundes zu $6^1/_2$—8 pCt. gefunden worden, im Chylus des Menschen bis zu 5 pCt. An morphotischen Elementen enthält der Chylus Lymphkörperchen und, wodurch er sich schon mikroskopisch von der Lymphe unterscheidet, reichlich Fett, überwiegend in feinster staubförmiger Verteilung, weniger in kleinen Fettropfen oder Fettkügelchen. Durch Schütteln mit Aether läßt sich das Fett vollständig extrahieren; dabei wird der Chylus klar oder nur leicht opalisierend wie die Lymphe. Schon in den Chylusbahnen wird nach Hamburger ein Teil des Fettstaubes durch ein Ferment (Enzym) z. T. oxydiert und in wasserlösliche Produkte verwandelt.

Die Resorptionsfähigkeit des Darms bewegt sich für die einzelnen Stoffe innerhalb bestimmter Grenzen. Wasser kann vom gesunden Darm in sehr reichlicher Menge aufgenommen

werden, ohne daß deshalb die Fäces dünn oder breiig werden. Recht beträchtlich, obschon individuell sehr verschieden, ist die Fettaufnahme: nach C. Voit kann ein großer Hund von 30 kg täglich höchstens 300 g Fett verdauen; ebenso hoch geht günstigsten Falles nach Rubner die Resorptionsfähigheit des menschlichen Darmes für Fett, doch verträgt die Mehrzahl der Menschen meist nur 100—120 g Fett täglich. Wird Tieren zu viel Zucker eingeführt, so entstehen leicht Diarrhöen, wahrscheinlich weil ein Teil des Zuckers, soweit er noch nicht resorbiert ist, im Dünn- und Dickdarm der sauren Gärung anheimfällt unter Bildung von Milchsäure, Buttersäure u. A. (S. 183), deren reichliche Anwesenheit die Darmperistaltik anregt; die Fäces reagieren dabei exquisit sauer. Auch die Resorption von Albuminaten im Darm hat ihre Grenze, doch scheint es, als ob ein Uebermaß von Albuminaten, beim Menschen 250—300 g (entsprechend 1250 bis 1500 g Fleisch), beim Hunde event. bis zu 400 g vom Darm besser vertragen wird und auch vollständiger zur Resorption gelangt, als dies bei allzu reichlicher Amylaceen- oder Fettnahrung der Fall ist. Werden reichlich Salze: Kochsalz, Natrium- oder Magnesiumsulfat (sog. Mittelsalze) eingeführt, so entstehen leicht Diarrhöen, indem der Reiz seitens des Salzes eine Sekretion von Flüssigkeit (Darmsaft) in das Darmrohr hinein auslöst.

Außer den im Darm resorbierten Stoffen führt der Chylus noch die Darmlymphe ab. Durch die Pfortaderwurzeln und den Chylus werden dem Blute die resorbierten Nährstoffe zugeführt, welche bestimmt sind, den Ersatz für diejenigen Bestandteile des Blutes zu liefern, die von den Geweben bei den ständig in ihnen stattfindenden chemischen Umsetzungen verbraucht werden, nämlich: Wasser, Mineralsalze, Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette.

Resorption von anderen Schleimhäuten. Aehnlich wie von der Schleimhaut des Verdauungstraktes können auch von anderen Schleimhäuten lösliche Substanzen resorbiert werden: Augenbindehautsack, Schleimhaut des Respirationstraktes. Schleimhaut der Genitalien, daher es auch von diesen Orten zur Vergiftung durch in dieselbe eingeführte lösliche Giftstoffe kommen kann.

Findet seitens der (unversehrten) Haut eine Resorption statt? Stoffe, die eine Aetzwirkung ausüben und so direkt die Papillarschicht der Haut freilegen, welche, dank der reichlichen Verbreitung von Blut- und Lymphgefäßen, in hervorragendem Maße zur Aufsaugung geeignet ist, gelangen zur Aufnahme.

Gasförmige Substanzen durchdringen mit Leichtigkeit poröse tierische Häute (S. 89). Und wie dies normal, wenn auch in untergeordnetem Maße, für den Sauerstoff der Luft und die Kohlensäure des durch die Haut strömenden Blutes der Fall ist (S. 103), so geschieht es auch, wenn giftige Gase: Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff etc. auf die Haut geleitet werden, während Mund und Nase, von einer Gummikappe luftdicht umschlossen, die Einatmungsluft aus einem von diesen Gasen freien Raum beziehen, sodaß das Eindringen der betreffenden Gase durch die Lunge mit Sicherheit ausgeschlossen ist. Da die Hornschicht der Haut in Wasser und wässrigen Lösungen quillt, so könnte,

wofern das Quellungswasser bis an die Blut- und Lymphgefäße vordringt, eine minimale Resorption erfolgen; ferner könnten flüssige Stoffe durch die präformierten Poren der Haut eindringen: die Oeffnungen der Schweißdrüsen und Haarbälge. In diese Poren eindringend, würden die flüssigen Stoffe gleichsam in vorgebildeten Kapillarröhrchen aufsteigen, so an das diese Kanäle umspülende Blutgefäßnetz gelangen und, insoweit sie diffusibel sind, in das Blut übertreten. Allein für die gewöhnlichen Fälle, wo die Haut von wässrigen Flüssigkeiten oder wässrigen Salzlösungen umspült wird, hat, ungeachtet mehrstündigen Verweilens einer oder mehrerer Extremitäten, ja selbst des ganzen Körpers, den Kopf ausgenommen, im Bade (die notwendige Kautele vorausgesetzt, daß die Schleimhautöffnungen: Harnröhren-, Scheiden- und Aftermündung sicher verschlossen waren) eine Aufnahme des Badewassers oder der im Wasser gelösten Stoffe überzeugend nicht konstatiert werden können. Man kann sich vorstellen, daß Wasser und wässrige Lösungen nicht oder sehr schlecht in die Haut eindringen, weil wässrige Lösungen sich mit dem fettigen Inhalt der Hautporen schlecht oder gar nicht mischen. In der Tat werden Alkohol, Aether, Chloroform, Stoffe, die bei Körpertemperatur verdampfen, und Terpentinöl, das sich, gleichwie die erstgenannten, mit fetthaltigen Flüssigkeiten leicht mischt resp. löst, ebenso in diesen Stoffen gelöste Salze und Alkaloide von der zarten Haut des Kaninchens nach Winternitz leicht, von der festeren Haut des Menschen dagegen nur langsam und in kleinster Menge aufgenommen. Werden Stoffe — am häufigsten hat man dies mit medikamentösen Substanzen versucht — in die Haut verrieben oder mittels eines Zerstäubungsapparates (Spray) kräftig auf die Haut appliziert, also mechanisch in die Hautporen eingepresst, so findet auch zweifellos Resorption statt. Danach scheint es also eines äußeren Druckes zu bedürfen, um Stoffe, die beim einfachen, wenn auch länger hindurch fortgesetzten Kontakt mit der Haut nicht oder nur minimal eindringen, in letztere einzutreiben. Daß in der Tat die Hornschicht der Haut für die Aufsaugung hinderlich ist, ergibt sich daraus, daß schon nach geringer Abschilferung der Oberhaut sehr leicht Resorption, z. B. von tierischen Giften (Fäulnisgift u. a.) eintritt, wie dies bei Leichenöffnungen ab und zu beobachtet wird. Soviel ist jedenfalls sicher, daß der Haut, wenn überhaupt, nur ein unbedeutendes Resorptionsvermögen zukommt, und gerade hierin liegt die sehr wichtige und für den Organismus höchst wertvolle Bedeutung der Haut, ein Schutzmittel gegen das Eindringen von schädlichen Stoffen der Außenwelt in den Körper zu bilden.

6. Die Schicksale des Blutes auf seiner Bahn.

Zerfall und Neubildung der Blutkörperchen. Die im Darm resorbierten Nährstoffe gelangen durch die Chylusgefäße und die Pfortaderwurzeln (S. 217) ins Blut. Lymphe und Chylus führen aber auch noch neue morphotische Element dem Blute zu, nämlich die Lymphkörperchen. Diese entstammen zum überwiegend größten Teile den mit Lymphkörperchen dicht erfüllten Lymphknötchen, aus denen die durchströmende Lymphe jene morphotischen Elemente auswäscht (S. 205). Im retikulären Stroma der

Darmzotten (S. 213) finden sich ebenfalls Lymphkörperchen, sodaß ein Teil der Chyluskörperchen wohl mit dem Chylusstrom aus den Zotten fortgeschwemmt ist. Es würde durch das fortwährende Zuströmen von Lymphkörperchen mit Lymphe und Chylus das Blut mit farblosen Zellen überschwemmt werden, fände nicht auch dauernd ein Verbrauch von farblosen Zellen statt. Es fragt sich nun, welches ist das Schicksal der farblosen Blutzellen, und wo erfolgt ihr Zerfall? Aus Gründen, die sich gleich ergeben werden, empfiehlt es sich, diese Frage auch auf die roten Blutkörperchen auszudehnen und die Schicksale, den Zerfall und die Neubildung der roten Blutkörperchen zuerst zu besprechen.

Da alle tierischen Farbstoffe Derivate des Blutfarbstoffs, des Hämoglobins, sind und in der Leber nicht unbeträchtliche Quantitäten von Farbstoffen gebildet werden, die mit der Galle in den Darm ergossen, dort zum Teil verändert (S. 187) und mit dem Kot und Harn aus dem Körper entfernt werden, so folgt schon hieraus, daß dauernd farbige Blutkörperchen zerfallen, deren Farbstoff weiterhin verschiedene Umwandlungen erfährt. Nach Latschenberger dürfte den roten Blutkörpern eine nur etwa 12tägige Lebensdauer zukommen.

Als Zerfallsprodukte der roten Blutkörperchen im zirkulierenden Blute hat Latschenberger teils pigmentierte, teils farblose amorphe Schollen beschrieben; sie werden der Milz zugeführt, wo sie vielleicht als Material für Neubildung von Blutkörperchen dienen. In jeder frischen Milz finden sich große weiche Protoplasmamaßen, in denen bald vollständige, zuweilen etwas abgeblaßte und geschrumpfte rote Blutkörperchen, bald Fragmente derselben, bald endlich vereinzelte rote oder gelbe Pigmentkörnchen (Schollen) eingeschlossen sind; es sind dies die blutkörperchenhaltigen Zellen, deren Entstehung wohl so zu deuten ist, daß von den, weißen Blutzellen ähnlichen und mit amöboider Bewegung begabten Protoplasmamassen im Milzgewebe rote Blutkörperchen in den Zellleib hineingezogen worden sind und darin zerfallen. Für den Zerfall roter Blutkörperchen in der Milz spricht auch die Beobachtung von H. Nasse, wonach in der Milz des Menschen und vieler Tiere, insbesondere alter Pferde und Ochsen sich gelbliche Körner von Eisenoxyd finden.

Außer in der Milz erfolgt der Zerfall roter Blutkörperchen in der Leber. Der Gallenfarbstoff, das Bilirubin, ist identisch mit dem Hämatoidin (S. 21), demjenigen kristallisierenden eisenfreien Pigmente, das sich in Blutextravasaten innerhalb des Körpers bildet. Wahrscheinlich werden hier wie in anderen Organen, wo der Zerfall erfolgt, die dem Untergange entgegengehenden roten Blutkörperchen von farblosen Zellen (Leukocyten) „gefressen“ (S. 25). Für den Zerfall der roten Blutkörperchen in der Leber spricht auch der Befund von Hirt, wonach im Blute der Lebervene sich die weißen Blutzellen etwa dreimal so reichlich als im Blute der Pfortader finden; im Lebervenenblute kommt schon eine weiße Blutzelle auf 170, im Pfortaderblute dagegen erst auf 520 rote Blutkörperchen.

Weiß man auch nichts Bestimmtes über die Größe und den Umfang der Neubildung roter Blutkörperchen, so läßt sich doch erschließen, daß derselbe unter Umständen recht rege sein kann. Ueber allen Zweifel ist festgestellt, daß auch nach beträchtlichen Aderlässen sich die roten Blutkörperchen und damit auch der Hämoglobingehalt des Blutes bei sonst gesunden Tieren und guter Ernährung in wenigen Wochen zu restituieren vermag (S. 29). Wie erfolgt aber die Neubildung roter Blutkörperchen? Die neueren Untersuchungen weisen ziemlich übereinstimmend darauf hin, daß wohl die erste embryonale Entstehung und Vermehrung der roten Blutkörperchen, wie ihre Regeneration im späteren Leben ausgeht von einem Stadium farbloser Blutzellen, die sich dann erst in farbige, zunächst noch kernhaltige rote Blutkörperchen umwandeln. Fraglich ist noch, ob diese farblosen kernhaltigen Vorstufen identisch sind mit den weißen Blutkörperchen, oder ob sie gesonderte Gebilde darstellen. Daß bei der Umwandlung komplizierte chemische Prozesse vor sich gehen ist sicher; doch ist darüber, insbesondere über die Bildung und Entstehung des Hämoglobins nichts bekannt.

Wo bilden sich die farblosen Zellen? Als ihre Bildungstätten sind einmal die Lymphdrüsen bekannt, aus deren Knötchen die Lymphzellen von der durchströmenden Lymphe ausgespült werden (S. 205); die an die Lymphe abgegebenen Zellen werden durch mitotische Teilung (S. 4) der in den Drüsen zurück gebliebenen ersetzt. Beim neugeborenen Tiere sind die Lymphdrüsen verhältnismäßig groß, weiterhin erfolgt ihr Wachstum relativ langsamer als dasjenige anderer Organe. Ein anderer, indes geringerer Teil von lymphoiden Zellen wird mit der Darmlymphe und dem Chylus aus dem Stroma der Darmzotten (S. 213) und aus den solitären und aggregierten Lymphknötchen (Peyer'sche Plaques) des Dünndarms ausgespült.

Eine fernere Quelle für die Bildung farbloser Blutzellen bildet die keinem Wirbeltiere (den Amphioxus ausgenommen) fehlende Milz. Das von Fortsätzen der fibrösen Kapsel nach innen gebildete, von elastischen Fasern, bei vielen Tieren auch von reichlichen glatten Muskelzügen durchsetzte bindegewebige Gerüst (Trabekelsystem) der Milz wird vom Parenchym, der Milzpulpa, erfüllt, das wie die Lymphdrüsen aus retikulärem Bindegewebe besteht. In dessen Maschen stecken nur weniger dicht als in den Lymphdrüsen Leukocyten und große farblose Zellen (die eigentlichen Pulpazellen), die im Zelleib rote Blutkörperchen oder bräunliche Pigmentschollen enthalten „blutkörperhaltige Zellen“ (S. 221), gleichsam Phagocyten (S. 25). Die in die Milz eintretende Arterie erhält von der Milzkapsel eine Scheide, welche die Arterie bis in die feinsten Verzweigungen begleitet und sich schließlich im Reticulum verliert. Den im Bindegewebsgerüst sich verbreitenden feineren Arterienzweigen sitzen weiße elliptische Körperchen, wie Beeren, auf, die Malpighi'schen Körperchen (noduli lymphatici) der

Milz, in der Kalbsmilz mit bloßem Auge erkennbar; sie stellen gewissermaßen Auflockerungen zwischen Arterienscheide und Adventitia vor, die von retikulärem Bindegewebe mit eingelagerten Lymphkörperchen erfüllt, also analog den Lymphknötchen gebildet sind. Die Arterienzweige gehen schließlich besenreisartig in die feinsten Endästchen, die Penicilli, auseinander, die sich nach W. Müller frei in die Pulpa öffnen, das Blut ergießt sich in die Maschen des retikulären Pulpagewebes, die „intermediären Lakunen" der Pulpa, sickert zwischen den hier befindlichen lymphoiden Zellen durch und sammelt sich aus diesen wieder in die offenen Anfänge der Venen, daher findet man auch im Reticulum rote Blutkörperchen zwischen den Pulpazellen. Wir stoßen hier zum ersten mal auf ein Organ, in dem die Blutbahnen gegen das Parenchym nicht durch Gefäßwandungen abgeschlossen sind. Indem nun das Blut das Pulpagewebe durchsetzt, spült es lymphoide Pulpazellen reichlich aus, daher das Milzvenenblut auch sehr reich an farblosen Zellen ist. Während das Verhältnis der weißen zu den roten Blutkörperchen sonst 1 : 720 ist (S. 26), steigt es im Milzvenenblute auf 1 : 70, ein Beweis für die Mengen der aus der Milz dem Blute zugeführten farblosen Zellen. Daß in der Milz auch farblose Blutzellen zu Grunde gehen, dafür spricht das reichliche Vorkommen der Xanthinbasen (S. 26), der Zerfallsprodukte der Kernnukleine. Bei Digestion von Milzpulpa mit sauerstoffhaltigem Blute bildet sich Harnsäure, ein Oxydationsprodukt der Xanthinbasen (S. 236).

Im ausgepreßten Milzsafte sind nachgewiesen: Leucin und Tyrosin (S. 177), Hypoxanthin (S. 26) und Adenin, ferner Cholesterin und verschiedene zum Teil eisenhaltige Pigmente, auch gelbliche Körner von Eisenoxyd (S. 221).

Adenin $C_5H_5N_5$, polymer der Blausäure, ist nach Kossel ein Spaltungsprodukt des Nukleins der Zellkerne (S. 26) durch heiße Mineralsäure.

Eine weitere Brutstätte für die Bildung farbloser Blutzellen stellt das rote Knochenmark vor, dessen Struktur im wesentlichen der der Lymphdrüsen ähnelt. Das Knochenmark ist bei jungen Tieren rot, bei alten gelb, indem bei letzteren ein großer Teil der Markzellen verfettet. Auch hier werden vom durchströmenden Blute die den Lymphzellen ähnlichen Markzellen ausgeschwemmt, daher die Markkapillaren und -Venen reich an farblosen Zellen sind. Und zwar ist nach Ehrlich u. a. das Knochenmark die Hauptbildungstätte der mittelgroßen, polymorphkernigen Leukocyten.

Das Knochenmark, insbesondere das rote Mark der platten Knochen, der Wirbelkörper und der Epiphysen der Röhrenknochen, erregt noch in anderer Hinsicht besonderes Interesse, ist es doch dasjenige Gewebe, in dem bei erwachsenen Säugetieren (auch beim Menschen) mit Sicherheit, zuerst von E. Neumann (1869), regelmäßig jene hämoglobin- und kernhaltigen Zellen, ähnlich den embryonalen roten Blutzellen „Metrocyten" gefunden werden, die sich durch mitotische Teilung (S. 4) vermehren und Uebergangsformen zu roten Blutkörperchen vorstellen. Nach Rindfleisch

entstehen die roten Blutkörperchen im Knochenmark als kernhaltige Zellen „Hämatoblasten“, die durch Ausstoßen des excentrisch gelegenen Kerns in kernlose Körperchen übergehen; diese wandeln sich erst weiterhin in die Scheibenform um, besitzen aber zunächst noch kleinere Dimensionen, als die reifen. Dem gegenüber behaupten Kölliker, Neumann u. a., daß der Kern nicht ausgestoßen, sondern in der Zelle selbst resorbiert werde. Die Bedeutung des Knochenmarks für die Neubildung der Erythrocyten ließ sich auch experimentell dartun, indem nach Aderlässen bei Säugern und Vögeln eine gesteigerte Tätigkeit des Knochenmarks auftrat. Von anderen Organen bei erwachsenen Säugern hat man für die Neubildung der Erythrocyten die Milz genannt, doch tritt ihre Bedeutung gegenüber dem Knochenmark zurück. Im embryonalen Leben ist jedenfalls die Leber die Hauptbildungstätte, danach käme Milz und Lymphdrüsen. Bei Fischen, die keine Knochen besitzen, soll die lymphoide Partie der Niere der Hauptbildungsort sein.

Endlich gehört ihrem Bau nach gleichfalls hierher die Thymusdrüse, nur daß sie während einer kurzen Lebensepoche besteht und funktioniert, um dann einem langsamen Rückbildungsprozeß zu unterliegen. Die Thymus, im vorderen Mittelfellraum (der Brusthöhle) gelegen, besteht aus Läppchen von ähnlicher Struktur, wie die Lymphdrüsen. Die schon von Hewson (1771) ausgesprochene Ansicht, daß die Thymus eine Lymphdrüse ist, dazu bestimmt, in ihren Alveolen neue Lymphkörperchen zu bilden und diese mittels der Lymphbahnen dem Blute zuzuleiten, hat sich mehr und mehr bestätigt. Während der späteren Stadien des Embryonallebens und in der ersten Epoche des Extrauterinlebens, wo das Wachstum der Gewebe und Organe eine so massenhafte Vermehrung der roten Blutkörperchen benötigt, also auch die farblosen Blutzellen, die sich weiterhin in farbige umwandeln, sehr reichlich gebildet werden müssen, unterstützt die Thymus, die übrigens nach Schaffer auch kernhaltige hämoglobinführende Zellen einschließt, die anderen Brutstätten der Blutelemente: die Lymphdrüsen, die Milz und das Knochenmark in ihrer Funktion als Bildungsorgane der Blutkörperchen. In der späteren Lebenszeit, wo eine so rege Neubildung der Blutzellen nicht mehr erforderlich ist und daher die anderen Bildungstätten für die morphotischen Blutbestandteile genügen, fällt die Thymus als entbehrlich der Verfettung anheim und schwindet allmählich, nach Waldeyer bis auf einen noch im Alter nachweisbaren Rest, beim Menschen meist erst mit Beginn der Pubertät, beim Pferde und beim Rinde in der Regel schon nach dem zweiten Jahre.

Sind nun aber diese blutbildenden Organe dem Tierkörper unentbehrlich, oder kann eins oder das andere von ihnen ohne merkliche Störung fehlen resp. künstlich entfernt werden? Es ist diese Frage mit Bezug auf die vielfach ventilierte Funktion der Milz nicht ohne Interesse. Nachdem man sich lange vergeblich bemüht hatte, die Funktion der Milz zu ermitteln, versuchte man, ob der Organismus die Ausrottung der Milz vertrüge. Barde-

leben (1844) hat wohl zuerst diese Operation mit Glück ausgeführt. Neuere Untersuchungen haben nun gezeigt, daß die Milz kein absolut unentbehrliches Organ ist, daß indes nach ihrer Entfernung aus dem Körper fast regelmäßig die Lymphdrüsen anschwellen und das Knochenmark eine Wucherung seiner z. T. hämoglobinhaltigen Markzellen zeigt. In ihrer Funktion als Bildner farbloser Zellen können also die Lymphdrüsen und das Knochenmark für die Milz vikariierend eintreten. Doch findet in einem milzlosen Tier nach Blutverlusten die Wiederherstellung der roten Blutkörperchen zu ihrem gewöhnlichen Mengenverhältnis langsamer statt als im normalen. Auch soll die Milz die zu Grunde gegangenen roten Blutkörperchen aus dem Blut abfangen und verändern. In ihren Zellen findet sich Hämoglobin in verschiedenen Uebergangstadien in andere Pigmentformen, auch ist ihr Gehalt an organischem Eisen sehr hoch. In Zusammenhang damit soll nach Milzexstirpation die Menge der in der Leber gebildeten Gallenfarbstoffe abnehmen. Abgesehen davon scheint die Milz auch zur Verdauung in indirekter Beziehung zu stehen, wenigstens sieht man sie regelmäßig auf der Höhe der Verdauung anschwellen und gegen Ende der Verdauung wieder abschwellen. Die Zu- und Abnahme ihres Volumens kommt fast ausschließlich auf Rechnung ihres vermehrten resp. verminderten Blutgehaltes; es scheint, als ob bei dem gemeinsamen Ursprunge der Magen- und Milzarterien aus der A. coeliaca die Milz vermöge ihrer Kontraktilität einen Regulationsapparat für die Blutströmung zum Magen bildet.

Ueber die Beziehung der Milz zum Pankreas (Aktivierung des Trypsinogens s. S. 177).

Den Lymphdrüsen sind die Blutgefäßdrüsen anzureihen: die Schilddrüse, die Hypophyse und die Nebennieren; auch Pankreas und Hoden sind in diesem Zusammenhang zu nennen. Charakteristisch für alle diese Drüsen ist anatomisch das innige Verhältnis zwischen den Blutgefäßen und den Epithelzellen dieser Organe und physiologisch, daß in ihnen, wahrscheinlich auf synthetischem Wege, Substanzen gebildet werden, die eine so wichtige Rolle für die Funktion anderer Organe oder des ganzen Körpers spielen, daß ihre Ausschaltung durch vollständige Entfernung der betreffenden Drüse zu schweren, z. T. sogar tötlichen Schädigungen führt. Solche Substanzen, die uns übrigens ihrer chemischen Natur nach zum Teil noch unbekannt sind, bezeichnet man als Produkte einer „inneren Sekretion", weil sie entweder in Drüsen ohne Ausführungsgang gebildet werden oder weil sie, wenn in Drüsen mit Ausführungsgang gebildet, nicht in dem durch den Ausführungsgang nach außen ausgeschiedenen Sekret wirksam sind.

In der jungen Schilddrüse zeigen die etwa 0·1 mm großen Drüsenbläschen (Follikel) eine einfache Schicht vollsaftiger kubischer Epithelzellen; sie sind mit einer eiweißhaltigen klaren Flüssigkeit erfüllt, die zu einer zähen Kolloidmasse eindicken kann. Mit fortschreitendem Alter veröden diese Bläschen mehr und mehr, die Epithelien werden plattgedrückt, usuriert und schließlich findet sich darin nur Kolloid. Wegen ihrer reichen Blutversorgung (auch jeder

Follikel ist von einem Kapillarkranz umgeben) hat man die Schilddrüse für eine Kollateralbahn zu den Hirnarterien angesehen, die den Blutstrom zum Gehirn regulieren sollte. Einseitige Ausrottung zieht keine Störungen nach sich. Beiderseitige Ausrottung hat bei Fleischfressern (Hund, Katze) und beim Affen häufig schon nach etwa 2 Tagen schwere Störungen zur Folge: Zuckungen und Krämpfe der Körpermuskeln, zitternder wankender Gang, Beschleunigung der Atem- und Herzbewegungen bis zu stürmischer Herztätigkeit, allgemeine Abgeschlagenheit; die Tiere können schon am 3. bis 4. Tage eingehen. Doch können nach H. Munk Hunde und Affen leben bleiben; einzelne erkranken dann später noch unter den geschilderten Symptomen und gehen zu Grunde. Dagegen ertragen erwachsene Pflanzenfresser (Kaninchen, Schafe) und Schweine die vollständige Ausrottung, während junge nach v. Eiselsberg u. A. in der Entwickelung schwer geschädigt werden (Zwergwuchs, Stumpfsinn), nach Enderlen sogar früher oder später der Tetanie und dem körperlichen Verfalle (Cachexie) erliegen. Nur Nager und Vögel vertragen nach Horsley die doppelseitige Ausrottung ohne sichtliche Störungen, inbesondere ohne Cachexie. Nach (chirurgischer) totaler Exstirpation der Schilddrüse beim Menschen hat man allgemeinen Kräfteverfall eintreten und die Intelligenz so abnehmen sehen, daß das betreffende Individuum den Eindruck eines Blödsinnigen machte (Cachexia strumipriva); hiermit sind verbunden Anämie, Trockenheit der Haut, Ausfall der Haare und eine eigentümliche, „Myxödem“ genannte schleimige Infiltration uud Wucherung des gesamten, besonders aber des subkutanen Bindegewebes. Dieselben pathologischen Erscheinungen, namentlich das Myxödem, hat man schon lange nach spontaner Degeneration der Glandula thyreoidea beobachtet. Alle diese schweren Störungen der Cachexia strumipriva gehen nun in auffallender Weise bei Menschen und Tieren zurück nach innerlicher Einverleibung von Tierschilddrüsen oder deren Saft. Diese allgemein anerkannte Tatsache ist die feste Grundlage der ganzen heutigen sog. Organtherapie geworden. Im Drüsensaft findet sich ein jodhaltiges Kolloid, aus dem durch chemische Agentien ein (bis zu 9 pCt). Jod enthaltender Eiweißstoff abgespalten werden kann, Baumann's „Jodothyrin“. Schiff, Horsley und mit besonderem Nachdruck Blum vertreten die Anschauung, daß die Drüse dazu bestimmt sei, ein im Stoffwechsel sich bildendes, auf die Nerven wirkendes Gift abzufangen und unschädlich zu machen (Entgiftungstheorie). Nach v. Cyon steigert intravenöse Injektion von Schilddrüsenextrakt oder auch Jodothyrin die Erregbarkeit der herzhemmenden Vagusfasern, während anorganische Jodsalze sie herabsetzen; allerdings sind dazu solch große Gaben von Jodothyrin erforderlich, daß eine Beziehung dieser Beobachtung zum physiologischen Geschehen höchst zweifelhaft erscheinen muß. Wenn Tiere nach der vollständigen Ausrottung gesund bleiben, so erkläre sich dies durch das Vorhandensein von accessorischen Schilddrüsen (event. der Nebenschilddrüsen [Glandulae parathyreoideae, Gley-sche oder Sandström'sche Drüsen]), welche für die ausgerotteten Hauptdrüsen vikariierend eintreten sollen.

Aehnliche Funktionen wie der Schilddrüse werden der sehr ähnlich gebauten Hypophyse zugeschrieben; in manchen Fällen ist nach Veröduug oder Ausrottung der Schilddrüsen eine Vergrößerung der Hypophyse gefunden worden. Sonst scheint die Zerstörung der Hypophyse keine Folgen nach sich zu ziehen. Eine Erkrankung der Hypophyse hat man in ursächliche Beziehung zur

Akromegalie (Steigerung des Wachstums der Röhrenknochen) gebracht. Innerliche Darreichung von Hypophysissubstanz hat eine unzweifelhafte Einwirkung auf den Stoffwechsel in ähnlicher Weise wie die Schilddrüsenpräparate. Es tritt eine Vermehrung der Stickstoffausscheidung bezw. des Eiweißzerfalls ein und besonders eine Steigerung der Phosphorsäureausscheidung. Injektion von Hypophysisextrakt zeigt eine Wirkung auf Herz und Gefäße. Es handelt sich hierbei nach Schäfer und Vincent um zwei Substanzen, von denen die eine eine schnell vorübergehende Blutdrucksenkung, die andere eine Blutdrucksteigerung und Verlangsamung und Verstärkung der Herzschläge zur Folge hat.

Die Nebennieren zeigen eine gelbe festere Rindensubstanz und eine weiche braunrote Marksubstanz; in beiden finden sich zwischen den Epithelzellen reichlich Blutkapillaren, sodaß die günstigsten Bedingungen für den Austausch von in den Zellen gebildeten Stoffen und dem Blute gegeben sind; die Marksubstanz enthält auch Nervenfasern und vereinzelte Nervenzellen. Die Ausrottung beider Nebennieren führt schon nach kurzer Zeit unter Absinken der Temperatur, Schwäche, Kraftlosigkeit, Dyspnoe und unregelmäßiger Herzaktion zum Tode, doch können nach Hultgren und Andersson Kaninchen überleben, wenn die zweite Nebenniere erst längere Zeit nach der ersten entfernt wird. Das Blut der Tiere nach der Exstirpation der Nebennieren soll ausgesprochene toxische Wirkung haben. Nach Addison ist eine bisher nur beim Menschen beobachtete eigentümliche, durch dunkle Braunfärbung der Haut (Erfüllung der Zellen des Rete Malpighi mit Pigment) charakterisierte Krankheitsform (Bronzekrankheit), die fast ausnahmslos unter Muskelschwäche und gänzlichem Kräfteverfall (Cachexie) zum Tode führt, mit einer Erkrankung (häufig käsigen Entartung) der Nebennieren verbunden. Die danach noch dunkle Bedeutung der Nebennieren wird auch nicht durch den Fund aufgehellt, daß aus dem Mark ein wasserlöslicher Stoff, Adrenalin (Suprarenin, Epinephrin), dargestellt werden kann, der bei normalen Tieren in geringster Menge in die Blutbahn eingespritzt eine krampfartige Verengerung der kleinen Arterien und damit Steigerung des Druckes in den großen Arterien für wenige Minuten zur Folge hat (Oliver und Schäfer), der ferner die Herzmuskulatur anregt (Gottlieb), ebenso vielfach auf glatte Muskeln reizend wirkt (Lewandowsky), endlich durch direkte Beeinflussung des medulären Atemzentrums die Atembewegungen hemmt (Boruttau). Doch ist es mehr als fraglich, ob jener wirksame Stoff in so erheblicher Menge in der Drüse gebildet wird und ins Blut übertritt, um im Körper die geschilderten Wirkungen zu entfalten. Größere Mengen Nebennierenextrakt einem normalen Tiere eingespritzt rufen starke Vergiftungserscheinungen hervor und führen unter Schlaffheit, Prostration, Dyspnoe und Herzschwäche zum Tode. Beider Nebennieren beraubte Tiere können nach Hultgren und Anderson durch Injektion von Nebennierensaft vorübergehend eine Besserung ihres Allgemeinbefindens erfahren, doch kann das Leben nicht erhalten werden, da die Wirkung bei wiederholter Injektion versagt.

Auch das Pankreas ist hier zu nennen, weil seine totale Exstirpation bei Säugern (Hund) sicher zu schwerem Diabetes mellitus (Zuckerausseidung im Harn, bei reichlicher Nahrungzufuhr bis zu 10 bis 12 pCt.) führt; er bleibt aus, wenn nur ein Rest der Drüse auch ohne Erhaltung des Ausführungsganges in der Bauchhöhle zurückbleibt. Es müssen also im Pankreas durch innere Sekretion Stoffe gebildet werden, welche von Bedeutung sind für die normale

Umsetzung der Kohlehydrate. Diese Sekretion geht wahrscheinlich von den sog. Langerhans'schen Inseln aus, die den typischen Bau der Blutgefäßdrüsen aufweisen; denn Unterbindung des Ductus Wirsungianus, des Pankreasausführungsganges, führt zur Verödung der ganzen Drüse bis auf die Langerhans'schen Inseln, und es tritt dann kein Diabetes auf (Pawlow). Bei den durch Pankreasexstirpation diabetischen Tieren schwindet das Glykogen in der Leber bald bis auf Spuren, während der Zuckergehalt des Blutes anwächst. Nach Darreichung von Traubenzucker erscheint die gesamte Menge desselben im Harn, Maltose wird in Traubenzucker verwandelt und als solcher ausgeschieden; dagegen werden linksdrehende Zucker (Lävulose) zum Teil verwertet. Die Tiere magern ferner trotz überreichlicher Ernährung stark ab, was auf einen gesteigerten Zerfall des Organ-Eiweiß deutet. Das alles zeigt, daß das Pankreas für den Ansatz der Kohlehydrate sowie ihre Umwandlung in Fett und für die Zersetzung des Zuckers von Bedeutung ist.

Daß nach Entfernung der Geschlechtsdrüsen (Kastration) bestimmte Folgen auftreten, ist bekannt. Sie bestehen vornehmlich im Verlust der sogen. sekundären Geschlechtscharaktere (beim Menschen Bartwuchs, männliche Stimme, bei Tieren Kamm und Geweihbildung) und zeigen sich regelmäßig bei jugendlichen Individuen. Bei Frauen hat man nach Entfernung der Ovarien Fettansatz beobachtet. An Hunden haben Loewy und Richter gezeigt, daß nach Wegnahme der Ovarien der Sauerstoffverbrauch sinkt, und daß dieses Sinken des Gaswechels durch Füttern mit Ovarialsubstanz wieder aufgehoben wird.

Schicksale des Blutplasmas auf seiner Bahn Die Veränderungen, die das Blut während des Strömens durch die Lungenkapillaren erfährt, beruhen auf dem Austausch der Blutgase mit der Lungenluft und berühren daher die im Blutplasma enthaltenen Stoffe so gut wie gar nicht. Ebenso wenig erfährt das Blut merkliche Verluste auf seiner Bahn vom linken Herzen bis zu den kleinsten Arterien. Unsere Kenntnisse von den Schicksalen des Blutplasmas beschränken sich auf die Veränderungen, die wir aus dem stofflichen Verluste erschließen, den das Blut durch die Ausscheidungen seitens der Nieren und der Haut erleidet. Die Ausgaben, die infolge der Bereitung der Verdauungsäfte dem Blute erwachsen, sind zum größten Teil nur zeitweilige, indem die Verdauungsäfte nur einen intermediären Kreislauf durchmachen (S. 187), nach Erfüllung ihrer Verrichtungen z. T. aus der Darmhöhle resorbiert werden und durch die Pfortaderwurzeln ins Blut zurückkehren. Ferner nimmt das Pfortaderblut alle Nährstoffe, mit Ausnahme des Fettes, aus dem Darmrohr auf (S. 217).

Bildung von Glykogen und Zucker in der Leber. Abgesehen von der schon betrachteten Gallenbereitung kommen der Leber noch Funktionen zu, die man als die Zuckerbildung und Glykogenbildung (glycogénie) bezeichnet. Cl. Bernard hatte zuerst (1849) in der Leber konstant einen nicht unbeträchtlichen Zuckergehalt gefunden und weiter gezeigt, daß der Zuckergehalt in der Leber je nach der Ernährung der Tiere innerhalb weiter Grenzen schwankt. Später (1857) erkannte er und gleichzeitig Hensen, daß nur wenig Zucker in der Leber während des Lebens

vorhanden ist, viel reichlicher ein anderes, höher zusammen gesetztes, aber leicht wieder in Zucker übergehendes Kohlehydrat, Glykogen (zuckerbildender Stoff), und daß nach dem Tode durch ein diastatisches Ferment in der Leber das Glykogen ziemlich schnell in Zucker umgewandelt wird. Wie die absterbende Leber, so wirkt auch das Blut diastatisch, daher das Lebervenenblut, in das jenes Kohlehydrat übertrete, sich vor dem Pfortaderblute durch einen größeren Gehalt an Zucker auszeichne. In den Leberzellen ist das Glykogen vorzugsweise um die Zellkerne in eckigen Körnchen (S. 169) abgelagert. Das Glykogen, durch Auskochen der noch lebenswarmen, fein zerhackten Leber mit Wasser und Fällung des vom Eiweiß befreiten Dekoktes mit Alkohol gewonnen, ist, rein dargestellt, eine weiße amorphe stickstofffreie Substanz, die in Wasser sich löst oder, wie die opalisierende Beschaffenheit dieser Lösung zeigt, wohl nur aufquillt; es reduziert alkalische Kupferoxydhydratlösung nicht, in verdünnten Alkalien löst es sich klar, mit Jodlösung färbt es sich burgunderrot bis mahagonibraun wie Dextrin (S. 126). Es hat wie Amylum und Dextrin die Formel $(C_6H_{10}O_5)n$ und ist als Anhydrid des Traubenzuckers aufzufassen. Verdünnte Mineralsäuren, Malz-, Speichel-, Pankreasdiastase, ebenso Blut verwandeln das Glykogen zunächst in einen dextrinartigen Stoff, dann in Zucker (und zwar die diastatischen Enzyme in Maltose [S. 137] und schließlich in Traubenzucker): verdünnte Salpetersäure oxydiert es, wie das Amylum, zu Oxalsäure. Bei ungenügender Nahrung vermindert sich der Gehalt der Leber an Glykogen; nach längerer Inanition, bei Kaninchen schon nach 5 Tagen, bei Hunden erst nach 14—18 Tagen verschwindet es bisweilen bis auf Spuren, niemals aber vollständig aus der Leber. Im Einklange damit zeigt auch die Glykogenmenge in der Leber eine tägliche periodische Schwankung, insofern sie nach Nahrungsaufnahme regelmäßig steigt, besonders wenn reichlich Kohlehydrate genossen werden, und nach Külz 14—16 Stunden nach der Mahlzeit ihren Höhepunkt erreicht. Die wesentlichsten Glykogenbildner sind die Zuckerarten: die zu alkoholischer Hefegärung befähigten Monosacharide (Dextrose, Lävulose, Galaktose), die Disaccharide (Malz, Rohr-, Milchzucker), nach C. Voit, erst nach Spaltung in Monosaccharide, endlich das Glyzerin. Eine vermehrte Glykogenbildung hat man außerdem nach einer ganzen Reihe von Stoffen gefunden, darunter gewisse Narkotika, Hypnotika (S. 230) und Antipyretika. Führt man Tieren, deren Lebern durch Hungern glykogenarm geworden sind, obige Zuckerarten in den Darm ein, so erfolgt schon nach wenigen Stunden eine erkennbare Glykogenanhäufung in der Leber. Also vermögen die Leberzellen den mit dem Blutstrom ihnen zugeführten Zucker dem Blute unter Bildung von Glykogen zu entziehen; bei einer solchen direkten Umwandlung von Zucker in Glykogen müßte aus ersterem Wasser austreten (Theorie von der Anhydridbildung des Glykogens). Es scheint danach die Glykogenbildung in der Leber die Bedeutung zu haben, daß lösliche

und leicht zersetzliche Kohlehydrate in einer schwerer löslichen Form deponiert und so Vorräte an Kohlehydraten aufgespeichert werden, gewissermassen ein Reservefonds gebildet wird, der in Zeiten der Not, wo dem Organismus eine ungenügende Nahrung zu Gebote steht, angegriffen wird und durch seinen Zerfall anderweitiges Körpermaterial (Eiweißstoffe und Fette), eine Zeit lang wenigstens, vor dem Verbrauche schützt. Im Einklange damit steht die Tatsache, daß beim Hungern zuerst das Leberglykogen angegriffen wird und nach kürzerer oder längerer Inanition zum größten Teil schwindet. Eine zweite wesentliche Quelle des Glykogens ist das Eiweiß (mit seinem stickstofffreien Anteil). Von mehreren Seiten wurde dies sogar als die einzige angesprochen, der gegenüber der aufgenommene Traubenzucker nur die Bedeutung haben sollte, daß dieses aus Eiweiß gebildete Glykogen nicht verbraucht, sondern erspart werde (Ersparungstheorie). Neuere Untersuchungen sprechen aber dafür, daß beide Annahmen richtig sind, daß sowohl Traubenzucker als auch Eiweißkörper Glykogenbildner sind. Für das Eiweiß (und zwar für das Körpereiweiß, Hühnereiweiß, Kasein, Leim) wurde dieser Beweis einmal ebenfalls durch Fütterungsversuche erbracht, wobei die Schwierigkeit zu überwinden war, kohlehydratfreies Eiweiß zu verabreichen, zum anderen Teil durch Versuche beim natürlichen Diabetes des Menschen oder dem künstlich erzeugten beim Tier (s. u.). Der chemisch freie Traubenzucker, der dabei im Harn erscheint, muß bei längerem Hungern vom Körpereiweiß gebildet sein, oder, wenn danach ein anderes reines Eiweiß oder überhaupt ein anderer Stoff gereicht wird, und der Zuckergehalt überschreitet daraufhin eine gewisse Höhe, von diesem Stoff. Auch für das Fett (mit seiner Glyzerinkomponente) ist die Fähigkeit, den Glykogengehalt (in den Muskeln, kaum in der Leber) zu vermehren, behauptet worden.

Bezüglich der weiteren Schicksale des Leberglykogens kann als über jeden Zweifel festgestellt gelten, daß dasselbe allmählich, nach Maßgabe seines Bedarfes im Körper, in einer löslichen Form aus der Leber in den allgemeinen Kreislauf transportiert wird, und zwar, entsprechend Bernard's Fund, als Traubenzucker. Diese Umwandlung geschieht nach Bial durch ein diastatisches Ferment des Lymph- und Blutserums, nach Anderen durch eine protoplasmatische Tätigkeit der lebenden Leberzellen. Somit kommt der Leber die Fähigkeit der Bildung und Aufstapelung des Glykogens ebenso wie dessen allmäliger Rückbildung zu Traubenzucker zu.

So wird dem Blute stetig aus der Leber Zucker zugeführt, zum Ersatz für den dem Blute seitens der Gewebzellen stetig entzogenen und zerstörten Zucker. Daher sinkt, wie Seegen gefunden, nach Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf der Zuckergehalt des Blutes sehr schnell, schon nach 30 bis 40 Minuten, bis auf $^1/_3$ seines ursprünglichen Wertes, und bei entleberten Gänsen konnte Minkowski schon nach wenigen Stunden keinen Zucker mehr nachweisen. Unter Berücksichtigung der Geschwindig-

keit der Blutströmung in der Leber und der das ganze Organ in 24 Stunden durchsetzenden Blutmenge würden bei einer Zunahme des Zuckergehaltes vom Lebervenenblute gegenüber dem Pfortaderblute um 0·02 pCt. (Mosse), je nach der Größe der Tiere und der Art der Fütterung, 50—150 g Zucker aus der Leber aus- und in den allgemeinen Kreislauf übergeführt werden. Diese beträchtliche. in den Kreislauf transportierte Zuckermenge muß in den Geweben verbraucht werden, da der Zuckergehalt des Blutes in der Norm nie erheblich über 0·15 pCt. ansteigt, und ebenso in der Norm der Harn zuckerfrei ist.

Das Glykogen ist im Tierreich überaus verbreitet. Auch bei den Wirbellosen bis zu den niedersten herab, selbst bei Infusorien ist es nachgewiesen. Schließlich ist es auch in Pflanzen, besonders in Pilzen und in der Bierhefe gefunden. Junge Protoplasmen, farblose Blutzellen, Eiterzellen und alle embryonalen Gewebe enthalten Glykogen; demnach scheint für den Aufbau und das Wachstum der Zellen das Glykogen von Bedeutung zu sein. O. Nasse hat gezeigt, daß der Muskel relativ viel Glykogen (0·3 bis fast 1 pCt.) enthält und diesen Stoff bei der Kontraktion verbraucht. Das Muskelglykogen nimmt, wie das Leberglykogen, bei der Verdauung von Kohlehydraten (und Eiweiß) nach Külz zu; allein ob das Muskelglykogen aus der Leber stammt, ist um so mehr zweifelhaft, als nach mehrtägigem Hungern, wenn die Leber bereits nahezu glykogenfrei ist, der Glykogenvorrat in den Muskeln sich nach Külz und Aldehoff noch fast unversehrt erweist. Hinwiederum beeinflußt angestrengte Muskelarbeit den Glykogengehalt der Leber recht erheblich; ein Hund, den Külz 2 Stunden im Tretrade laufen ließ, büßte sein Leberglykogen bis auf ein Minimum ein; dasselbe ist der Fall bei Tieren, die starker Abkühlung ausgesetzt werden. Umgekehrt kann durch Schlaf und durch Mittel, welche die Muskeltätigkeit ausschalten und Schlaf herbeiführen, sog. Narkotika und Hypnotika, der Glykogengehalt der Muskeln beträchtlich zunehmen.

Schon oben wurde mehrfach erwähnt, daß pathologisch bald dauernd, bald nur vorübergehend eine Ausscheidung von Traubenzucker durch den Harn stattfindet; man bezeichnet diesen Zustand als Zuckerharnruhr oder Diabetes mellitus und, wenn er nur vorübergehend ist, als Glykosurie oder Melliturie. Cl. Bernard gelang es zuerst, künstlich Tiere in Glykosurie zu versetzen und zwar durch Verletzung des Bodens vom 4. Hirnventrikel: diese Operation hat unter den Namen des Zuckerstichs, „piqûre“, eine Berühmtheit erlangt; wir kommen auf diese Frage gelegentlich der Verrichtungen des verlängerten Markes noch zurück. Hier sei nur angeführt, daß dieser nervöse Eingriff höchst wahrscheinlich dadurch Zuckerausscheidung durch den Harn bewirkt, daß durch Vermittlung nervöser Bahnen (der Nn. splanchnici) die Zirkulationsverhältnisse in der Leber gestört und damit das Leberglykogen reichlicher in Zucker übergeführt wird und ins Blut übertritt; in Folge des großen Zuckergehaltes im Blute geht Zucker auch in den Harn über. Künstlichen Diabetes kann man ferner hervorrufen, wenn man, wie v. Mering gezeigt hat, Phlorhidzin, ein Glykosid, den Tieren einspritzt. Da hierbei der Gehalt des

Blutes an Zucker nicht zunimmt, sondern sogar unter die Norm sinkt, so liegt die Ursache des Diabetes jedenfalls in einer veränderten Nierenfunktion, etwa in einer „abnormen Durchlässigkeit" derselben für Traubenzucker (Minkowski) oder in einer Zuckerbildung in der Niere (Levene, Pavy). Eine dritte Methode künstlichen Diabetes zu erzeugen haben v. Mering und Minkowski in der Ausrottung der Pankreas gezeigt (S. 227).

Um die Veränderungen, die das Blut während der Zirkulation durch die Leber erfährt, festzustellen, sind vergleichende Analysen des Blutes der Pfortader und der Lebervenen ausgeführt worden, aus denen hervorzugehen scheint, daß das die Leber durchströmende Blut an die Leber feste Stoffe (etwa 2 pCt.) abgibt, besonders Fette und Salze. Von dem in der Leber gebildeten oder ihr zum Teil mit dem Pfortaderblute zugeführten Cholesterin und Lecithin geht ein Teil in die Galle (S. 166), ein anderer geringerer, zugleich mit dem in der Leber gebildeten Zucker, in das Lebervenenblut über. Ferner ist nach v. Schröder und Nencki die Leber eine der wesentlichen Bildungstätten für den Harnstoff. Wird die dem eben getöteten Hunde entnommene „überlebende" Leber bei Körperwärme mit Blut durchspült, dem Ammonsalze zugesetzt sind, sodaß die Leberzellen mit dem durchgeleiteten Blute allseitig in Berührung kommen, so findet man in dem aus der Lebervene ausfließenden Blute einen Teil der Ammonsalze in Harnstoff umgewandelt. Auch beim gefütterten Tiere ist das Pfortaderblut 3—4 mal so reich an Ammonsalzen als das der Lebervene und der Körperaterien.

Die Leber ist endlich auch eine wichtige Schutzvorrichtung für den Körper. Einmal führt sie, wie eben gezeigt, die giftigen Ammonsalze in den ungiftigen Harnstoff über, ebenso die vom Darm ihr zuströmenden giftigen aromatischen Fäulnisprodukte: Phenol, Kresol (S. 184) in ungiftige Aetherschwefelsäuren (S. 240), sodann hält sie alkaloidartige Stoffe (pflanzliche und tierische Gifte), sowie Metallgifte, die vom Darm aus zu ihr gelangen, zurück und bringt die letzteren durch die Galle allmälig zur Ausscheidung (S. 167).

Ebenso ist nach Minkowski bei denjenigen Tieren, in deren Harn Harnsäure die Stelle des Harnstoffs vertritt, so bei Vögeln und Reptilien, die Leber gleichfalls die Bildungstätte für die Harnsäure, die sie aus Ammoniaksalzen und vielleicht auch Milchsäure synthetisch bereitet (S. 239).

Die Leber der Säugetiere enthält 28—29 pCt. feste Stoffe, darunter nur 0·8 pCt. anorganische Salze (vorwiegend Kaliumphosphat); von organischen Stoffen: Albumin, eisenhaltiges Proteid (S. 14) „Ferratin„, etwas Hypoxanthin (S. 239) und Adenin (S. 223), Glykogen und etwas Zucker, mehr oder weniger reichlich Fett.

Was endlich die Veränderungen anlangt, die das Blut beim Hindurchströmen durch die Nieren erleidet, so ist aus den vergleichenden Untersuchungen des Blutes der Nierenarterie und Nierenvene von Picard und Gréhant nur bekannt, daß das Arterienblut 2—3 mal so reich an Harnstoff ist als das Venenblut. Bei den vielen Stoffen indes, die mit dem Ausscheidungsprodukte

der Nieren, dem Harn, den Körper verlassen, müssen die stofflichen Verluste, die das Blut auf der Bahn durch die Nieren erfährt, viel umfangreicher sein; es müssen außer dem Harnstoff reichlich Wasser, Mineralsalze und eine Reihe anderer Stoffe vom Blute abgegeben werden.

7. Die Ausscheidungen aus dem Körper.

Die Lymphe ist dazu bestimmt, die Ueberschüsse der die Gewebe mit Ernährungsmaterial aus dem Blute versorgenden Parenchymflüssigkeit, vereint mit einem Teil der von den Geweben selbst gebildeten Zerfallprodukte, dem Blute zuzuführen. Außerdem gelangen mit dem venösen Blute eine beträchtliche Menge von Stoffen in die Zirkulation, welche von den Geweben bei den ständig in ihnen stattfindenden Umsetzungen gebildet werden und für die Zwecke des tierischen Körpers unbrauchbar sind. Zerfallprodukte der organischen Körper- und Nahrungsbestandteile, die im Blute sich anhäufend schwere Störungen in dem Gang der tierischen Maschine hervorrufen würden. Diese Stoffe, die man deshalb wohl auch als „Auswurfstoffe" bezeichnet, müssen aus dem Blute entfernt werden, und Ausscheidungen dieser Art, die dem Organismus keinen Dienst weiter leisten sollen, sondern nur die Bestimmung haben, aus dem Körper entfernt zu werden, das Blut von den ihm ständig aus den Geweben zugeführten Auswurfstoffen zu reinigen und es zugleich der über den Bedarf aufgenommenen Ueberschüsse an und für sich brauchbarer Stoffe, wie des Wassers und gewisser Mineralstoffe zu entledigen, bezeichnet man als Exkrete zum Unterschied von den Sekreten. Hierzu gehört in erster Linie die Ausscheidung der Nieren, der Harn, und die Ausscheidung der Haut, der Schweiß.

Während die Zerfallprodukte der C-, H- und O-haltigen Verbindungen (Kohlehydrate, Fette) in Form von Kohlensäure und Wasserdampf zumeist durch die Lungen den Körper verlassen, wird Stickstoff, wenigstens bei den Karnivoren und Omnivoren, so gut wie garnicht in Gasform vom Körper ausgeschieden (S. 82). Der Tierkörper ist, wie gleich vorweg genommen sein mag, nicht imstande, N-haltige Verbindungen bis zu den letzten Endprodukten zu zersetzen und zu verbrennen, also z. B. Eiweißstoffe in N, CO_2, H_2O und SO_3 zu spalten und zu oxydieren, es entstehen vielmehr eigentümliche feste, aber im Blutplasma lösliche Stickstoffverbindungen, die als solche für den Organismus unbrauchbar aus dem Körper eliminiert werden müssen. Die vorzüglichste Abzugsquelle für diese nicht mehr brauchbaren Stickstoffverbindungen bildet der Harn; eine geringere Bedeutung kommt in dieser Hinsicht dem Schweiss zu. Funktionieren infolge krankhafter Prozesse diese Ausscheidungsorgane ungenügend, so treten binnen Kurzem schwere Störungen auf, die bei einer gewissen Höhe der Leistungsunfähig-

keit jener Organe infolge von Zurückhaltung der Auswurfstoffe insbesondere der N-haltigen, im Blute das Leben ernstlich zu gefährden, ja sogar zu zerstören imstande sind.

Harn.

Durch den Harn werden aus dem Körper herausgeschafft, einmal die Ueberschüsse des dem Organismus zugeführten Wassers und der Mineralstoffe, ferner die Abbauprodukte der Gewebsbestandteile und zwar in erster Linie der stickstoffhaltigen, für welche, da sie nicht in Gasform auftreten, eine Ausscheidung durch die Lungen- oder Hautausdünstung nicht möglich ist, endlich gelegentlich eingeführte und ins Blut resorbierte körperfremde, „heterogene“ Stoffe. Es stellen demnach die Nieren gewissermaßen einen Blutreinigungsapparat vor.

Gelegentlich der chemischen Zusammensetzung des Blutserums (S. 15) ist bereits angedeutet worden, daß die Art der Ernährung den Gehalt des Blutes an alkalischen Stoffen beeinflußt. Bei vegetabilischer Ernährung (bei Pflanzenfressern) ist das Blut stärker alkalisch gegen Lackmus und enthält mehr Natrium(bi)carbonat, als bei animalischer Nahrung (bei Pflanzenfressern), während bei dieser wiederum der Gehalt des Blutes an Phosphaten höher ist, als bei jener. Entsprechend der verschiedenen Zusammensetzung des Blutes bei verschiedener Ernährung kann auch der Harn qualitative und quantitative Verschiedenheiten darbieten. In der Tat zeigt der Harn der Karnivoren eine ganz andere Beschaffenheit, als der der Herbivoren. Der Harn der Karnivoren ist klar, reagiert sauer, ist meist ziemlich konzentriert, reich an Harnstoff und Phosphaten und enthält Harnsäure. Dagegen ist der Harn der Herbivoren von alkalischer Reaktion (gegen Lackmus), reich an Karbonaten, sodaß er meist auf Zusatz von Säuren aufbraust (CO_2-Entwickelung), sehr arm an Phosphaten, besitzt einen hohen Gehalt an Hippursäure, dafür an Harnstoff weniger als der Karnivorenharn. Daß diese Verschiedenheiten ausschließlich von der Art der Ernährung abhängen, ergiebt sich schlagend daraus, daß es einzig und allein durch Abänderung des Ernährungsmodus gelingt, einen Herbivoren in einen Karnivoren zu verwandeln. Läßt man den Herbivoren hungern, sodaß er gezwungen wird, auf Kosten seiner Körpersubstanz zu leben, so ist er in einen Karnivoren verwandelt: sein Harn zeigt alle Charaktere eines Karnivorenharns. Umgekehrt nähert sich die Beschaffenheit des Karnivorenharns der eines Herbivoren, sobald man einem Karnivoren ausschließlich vegetabilische Nahrung gibt. Der Harn der Omnivoren steht gewissermaßen in der Mitte zwischen dem der Karnivoren und der Herbivoren. Auf der Höhe der Magenverdauung kann auch der Karnivoren- und Omnivorenharn alkalisch reagieren, weil infolge der Salzsäureabscheidung in den Magensaft das Blut stärker alkalisch wird und der Alkaliüberschuß in den Harn übertritt.

Wendet man an Stelle des gegen Kohlensäure unempfindlichen Lackmus einen Kohlensäure-empfindlichen Farbenindikator an, z. B. Phenolphthaleïn, so erweist sich nach Friedenthal und Auerbach der Omnivoren-(Menschen-) Harn bei jeder Ernährungsart neutral oder schwach sauer; auch der Harn der Herbivoren wird damit neutral und nicht alkalisch gefunden.

Ein fernerer fundamentaler Unterschied ist gegeben durch die Größe der mit dem Harn ausgeschiedenen Wassermengen im Verhältnis zu der durch die Atmung (Lungen- und Hautausdünstung) in Gasform verausgabten. Von dem durch den Harn und durch die Atmung fortgehenden Wasser kommen bei Hunger und mittlerer Ernährung

beim Karnivoren (Hund)	70 pCt. auf den Harn,	30 pCt. auf die Atmung
Omnivoren (Mensch)	60 „ „ „ „	40 „ „ „ „
Herbivoren (Pferd)	30 „ „ „ „	70 „ „ „ „

Es ist demnach der Harn der relativ bedeutendste Ausscheidungsweg für den Wasserüberschuß des Organismus beim Karnivoren, während umgekehrt beim Herbivoren nur wenig Wasser mit dem Harn herausgeht, die bei weitem größte Menge, nahezu die $2^1/_2$fache von der des Harns durch die Atmung eliminiert wird; der Mensch steht zwischen beiden so ziemlich in der Mitte, nur daß er sich mehr den Karnivoren nähert, als den Herbivoren. Genauere Daten dafür sollen bei der Bilanz des Stoffwechsels beigebracht werden.

Es empfiehlt sich daher, den Harn des Menschen, des Hundes und des Pferdes als der Vertreter der drei Hauptgattungen gesondert zu behandeln und etwaige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten des Harns der übrigen Säugetiere gelegentlich einzufügen.

Der normale **Harn des Menschen** ist, frisch entleert, klar, von hellgelber bis gelbroter Farbe, von schwach, aber deutlich saurer Reaktion, einem bitterlich salzigen Geschmack und einem eigentümlichen, fleischbrühartigen Geruch, der in der Kälte verschwindet, jedoch beim Erwärmen wiederkehrt. Sein spez. Gewicht kann schwanken zwischen 1·005 und 1·030 und beträgt danach im Mittel 1·015. Ein erwachsener Mensch scheidet bei Genuß ausreichender Nahrung und Getränke in 24 Stunden 1500—1700 ccm mit einem spez. Gewicht von 1·017—1·020 aus. Die Temperatur des Harns ist die des kleinen Beckens, rund 39° C. Nach einigem Stehen setzt sich aus dem klaren Harn eine schwache Trübung in Form eines Wölkchens (nubecula) ab; das besteht zum größten Teil aus einem Schleimstoff, Harnmukoïd, zu den Glykoproteiden (S. 14) gehörig, der von der Schleimhaut der Harnwege stammt, ferner aus abgestossenen und mit dem Harn ausgespülten Epithelzellen der Harnwege und einzelnen Schleimkörperchen. An Wasser enthält der Harn 96—97 pCt., also 3—4 pCt. feste Stoffe; annähernd kann man den prozentischen Gehalt an festen Stoffen finden, wenn man die 2. und 3. Dezimale des spez. Gewichtes mit 0·233 (Haesersche Zahl) multipliziert; so entsprächen einem Harn von 1·016 spec. Gewicht: $16 \times 0{\cdot}233 = 3{\cdot}73$ pCt. feste Stoffe. Im Durchschnitt entleert ein erwachsener Mensch pro Tag mit dem Harn 60 g

fester Stoffe, von denen etwa $^2/_3$ organischer und $^1/_3$ anorganischer Natur sind. Von organischen Stoffen finden sich darin überwiegend Harnstoff, demnächst Harnsäure, ferner Kreatinin, ein wenig Hippursäure, Xanthin, Hypoxanthin, Harnfarbstoffe und endlich Phenol und Indigo, beide mit Schwefelsäure gepaart. (Natives) Eiweiß findet sich im normalen Harn nur in Spuren als Serumalbumin (S. 14) (etwa 36 mg. im Liter). Von anorganischen Salzen enthält der Harn: vorherrschend Chlor in Verbindung mit Natrium, weniger mit Kalium, sodann Schwefelsäure in Verbindung mit Ammoniak, Phosphorsäure gebunden an Kalium in Form des Monokaliumphosphat KH_2PO_4 (saures phosphorsaures Kalium) sowie an Calcium und Magnesium; endlich Ammonsalze und Spuren von Eisen. Von Gasen finden sich bis zu 14 Volumproz. auspumpbarer Kohlensäure.

Die Acidität des Harns wird gewöhnlich einfach durch Lackmus-Papier bestimmt. Lackmus wird aber sowohl durch freie Säuren als auch durch saure Salze gerötet. Durch andere Farben-Indikatoren, die hierin unterscheiden, läßt sich zeigen, daß die saure Reaktion herrührt von der Anwesenheit von sauren Salzen; und zwar sind dies die sauren Phosphate. Die quantitative Bestimmung des Säuregehaltes geschieht durch Titration mit Hilfe eines Farben-Indikators. Hierdurch erhält man aber nur Aufschluß über die in den Säuren bezw. sauren Salzen vorhandenen H-Atome, die durch Metalle vertretbar sind, um basische Salze zn bilden. Man erfährt aber nichts über das, was gerade für die Theorie der Harnsekretion von großer Bedeutung ist, über die molekuläre Konzentration, d. h. über das Verhältnis der Molekel und der dissoziierten Ionen (S. 194), wie sich solche nebeneinander in verdünnten Lösungen von Elektrolyten, wie der Harn eine ist, vorfinden. Man hat deswegen die neueren physikalisch-chemischen Methoden, bes. die Bestimmung der Gefrierpunkterniedrigung und der elektrischen Leitfähigkeit (S. 194), auf die Untersuchung des Harns angewandt. Dabei hat Bugarszky für die Mineralbestandteile eine einfache Beziehung finden wollen 1) zwischen spezifischem Gewicht und Gefrierpunkterniedrigung, 2) zwischen der elektrischen Leitfähigkeit und dem prozentualen Aschegehalt und 3) für den 24stündigen Gesamtharn zwischen der Zahl der organischen und anorganischen Moleküle.

Der wichtigste organische Bestandteil ist der Harnstoff, demnächst die Harnsäure.

Der Harnstoff CH_4N_2O, Urea (abgekürzt $\overset{+}{U}$) oder Carbamid, ist das Biamid der Kohlensäure $CO\langle{}^{NH_2}_{NH_2}$, besteht beinahe zur Hälfte (46·7 pCt.) aus Stickstoff. Er kristallisiert in weißen vierseitigen Prismen, bei gestörter oder zu rascher Kristallisation in feinen Nadeln. In Wasser und Alkohol ist er leicht, in Aether und Chloroform kaum löslich, schmeckt bitterlich kühlend, wie Salpeter, und ist ziemlich hygroskopisch. Die wässrige Lösung reagiert neutral. Beim Erwärmen trocknen Harnstoffs über 100° schmilzt er bei 132° und zerfällt in Biuret (welches die danach benannte, auch den Eiweißkörpern zukommende Biuretreaktion [S. 13] gibt) und Ammoniak; weiterhin entsteht Cyanursäure. Starke Mineralsäuren und Alkalien verwandeln beim Erhitzen den Harnstoff, unter der Aufnahme der Elemente des Wassers, in Ammoniumkarbonat bezw. Ammoniak und Kohlensäure. $CH_4N_2O + 2H_2O = 2NH_3 + CO_2$. Hier-

auf gründet sich die Methode von **Heintz** und **Ragsky** (Erhitzen des Harnstoffs mit konzentrierter Schwefelsäure) und die von **Bunsen** (Erhitzen mit Bariumhydroxyd) zur quantitativen Harnstoffbestimmung; bei jener wird aus der Quantität des gebildeten Ammoniaks, bei dieser aus der Menge der gebildeten Kohlensäure die Menge des Harnstoffs berechnet. Dieselbe Umsetzung geht langsam schon in einer wässrigen Harnstofflösung vor sich, wenn sie längere Zeit gekocht wird, sicher und vollständig, wenn man wässrige Harnstofflösung im geschlossenen Glasrohr auf 180° 4—6 Stunden lang erhitzt. Dieselbe Umsetzung erleidet der Harnstoff endlich bei längerem Stehen des Harns an der Luft durch Fermente (bes. Micrococcus urae, s. u.) oder beim Blasenkatarrh schon in der Blase. Unterbromigsaures Natron zersetzt den Harnstoff in Stickstoff, Kohlensäure und Wasser: $CON_2H_4 + 3NaBrO = CO_2 + N_2 + 2H_2O + 3NaBr$; auf der Messung des so entbundenen Stickstoffgases beruht die **Knop-Hüfner**'sche Methode der Harnstoffbestimmung. Wenngleich seine wässrige Lösung neutral reagiert, so verbindet sich doch der Harnstoff als Basis mit Säuren (Salpetersäure, Oxalsäure; beide Verbindungen $CON_2H_4—HNO_3$ resp. $CON_2H_4—C_2H_2O_4$ sind in Salpetersäure bezw. Oxalsäure unlöslich, werden daher durch konzentrierte Salpeter- bezw. Oxalsäure aus nicht zu verdünnten Harnstofflösungen kristallinisch ausgefällt), als Säure mit Basen (Quecksilberoxyd) und endlich mit Salzen (salpersaures Quecksilberoxyd, Kochsalz). Auf der Ausfällung von 2 Mol. Harnstoff durch 3 Mol. salpetersaures Quecksilberoxyd beruht die von **Liebig** angegebene, jetzt aber wegen zu großer Unexaktheit verlassene Methode der Bestimmung des Harnstoffes und damit des Gesamtstickstoffes im Harn. Eine neuere zuverlässige Methode der quantitativen Harnstoffbestimmung ist die von **Mörner-Sjöqvist** in Verbindung mit der Methode von **Folin**, worüber die Lehrbücher der physiologischen Chemie Aufschluß geben.

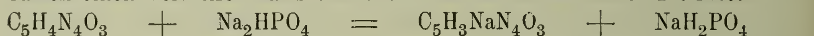
Der Harnstoff ist der erste synthetisch dargestellte organische Körper. **Wöhler** zeigte (1828), daß man Ammoniumcyanat $(NH_4)CNO$, das durch Erhitzen von Ferrocyankalium mit Braunstein und Umsetzen des gebildeten Kaliumcyanat mittelst Ammonsulfat darstellbar ist, durch einfaches Erhitzen im Harnstoff überführen kann: $(NH_4)CNO = C\genfrac{}{}{0pt}{}{\diagup NH_2}{\diagdown NH_2}$. Seitdem sind noch andere Methoden der synthetischen Darstellung des Harnstoffs bekannt geworden.

Der Harnstoff ist das Endprodukt des Abbaues der Eiweißstoffe im Tierkörper, er ist diejenige Verbindung der im Verhältnis zu ihrem N-Gehalt der geringste C-Gehalt zukommt (Eiweißstoffe enthalten 1 Atom N auf $3^1/_2$ Atome C, Harnstoff 1 Atom N auf $^1/_2$ Atom C); da aus 1 g Eiweiß etwa $^1/_3$ g Harnstoff entsteht, gibt die Größe der Harnstoffauscheidung ein Maß für den Umfang der Eiweißzerstörung im Tierkörper ab. Bei reichlicher Eiweißzufuhr in den Darm, pathologisch bei gesteigertem Eiweißzerfall (im Fieber, bei Arsen-, Phosphorvergiftung, Sauerstoffmangel,) steigt die Menge des entleerten Harnstoffs an, um bei Herabsetzung der Eiweißmenge in der Kost wieder zu fallen. Bei vollständiger Inanition sinkt die Harnstoffausscheidung schon nach einigen Tagen auf eine geringe Größe, beim Menschen etwa 12 g per Tag, auf der sie sich bis kurz vor dem Hungertode konstant erhält. Bei Betrachtung des allgemeinen Stoffwechsels sowie der

chemischen Umsetzungsprozesse in den Geweben soll auf die Frage des Eiweißabbaues und der hierbei auftretenden Vor- resp. Zwischenstufen zwischen Eiweiß und Harnstoff näher eingegangen werden. Die Leber ist als die Hauptbildungstätte des Harnstoffs anzusehen (S. 232). Ein erwachsener Mensch scheidet bei mittlerer Kost in 24 Stunden etwa 35 g Harnstoff, also rund 0·5 g Harnstoff pro Körperkilogramm aus. Die Harnstoffausscheidung zeigt ebenso wie die Puls-, Atemfrequenz etc. eine tägliche Periode, die von der Nahrungsaufnahme und dem für kürzere oder längere Zeit danach gesteigerten Eiweißumsatze abhängt. Mit Tagesbeginn höher als in der Nacht, sinkt sie von Morgens 9 Uhr bis Mittags 1 Uhr, steigt dann nach eingenommener Hauptmahlzeit schon in der darauf folgenden Stunde, um 4—5 Stunden nach der Mahlzeit ihr Maximum zu erreichen (5 g Harnstoff pro Stunde), fällt in den nächsten zwei Stunden bis gegen Einnahme der Abendmahlzeit und steigt danach wieder ein wenig an.

In weit geringerer Menge als der Harnstoff, aber nächst ihm die wichtigste organische Verbindung, erscheint im Menschenharn die Harnsäure.

Die reine Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$, Acidum uricum (abgekürzt U), bildet ein weißes kristallinisches Pulver. In Wasser ist sie nur wenig löslich (1 T. in 14000 T. kalten oder 1800 T. warmen Wassers, nach neueren Untersuchungen von His jun. sogar nur 1 : 39000 bei 18⁰C), unlöslich in Alkohol und Aether. In kohlensauren und phosphorsauren Alkalien löst sie sich, indem sie den Salzen einen Teil ihrer Basis entziehend saures harnsaures Salz bildet:

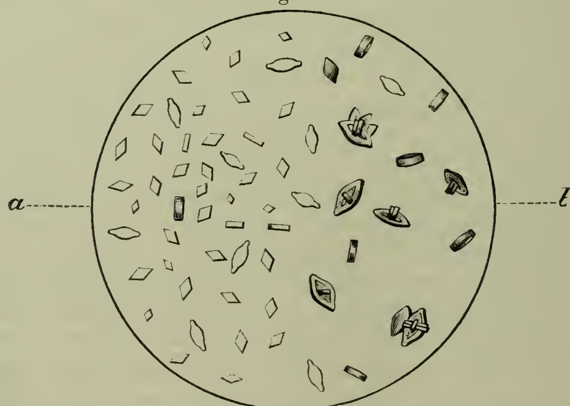


$$C_5H_4N_4O_3 + Na_2HPO_4 = C_5H_3NaN_4O_3 + NaH_2PO_4$$

Harnsäure — Dinatriumphosphat — saures harns. Natron — Mononatriumphosphat

In letzterer Form befindet sich die Harnsäure im sauren Harn. Auf Zusatz von Aetzalkalien entstehen neutrale harnsaure Salze; letztere sind in Wasser löslicher, als die sauren Salze. Aus diesen Lösungen fällt die Harnsäure auf Zusatz hinreichender Menge von stärkerer Säure (auch Essigsäure) wieder aus, und zwar in kleinen rhombischen Tafeln, häufig mit spindelförmigen Enden (Fig. 38, a), während die aus dem Harn spontan abgeschiedene Harnsäure zumeist die Wetzstein- und Faßform, zuweilen Trommelschlägelform zeigt (b). Auf Harnsäure gibt es eine außer-

Fig. 38.



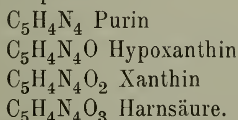
Harnsäure; bei a durch Salzsäurezusatz aus harnsaurem Alkali, bei b aus Harn spontan ausgeschieden.

ordentliche scharfe Reaktion: die Murexidprobe. Befeuchtet man auf einem Porzellandeckel eine Spur Harnsäure mit einigen Tropfen Salpetersäure und erwärmt, so löst sich die Harnsäure unter Zersetzung und Gasentwickelung (N, CO_2); dampft man dann vorsichtig zur Trockne ab, so bleibt ein gelbrötlicher Rückstand der auf Zusatz einer Spur Ammoniak sich prachtvoll purpurrot färbt (purpursaures Ammoniak, Murexid), auf Zusatz von Kali- oder Natronlauge eine schöne tiefblaue Färbung animmt. Zum Nachweise auch nur spurweise vorhandener, möglichst rein dargestellter Harnsäure benutzt man diese Reaktion.

Die sauren harnsauren Salze sind in kaltem Wasser außerordentlich schwer (1 : 1100). in heißem Wasser leichter löslich (1 : 125), daher sie, in warmem Wasser gelöst, beim Erkalten der Lösung größtenteils ausfallen. Für die Entstehung von harnsauren Niederschlägen „Sedimenten“ im erkaltenden, sauer reagierenden Harn ist diese Tatsache von Bedeutung (vergl S. 234). Die von Medikus vorgeschlagene Strukturformel der Harnsäure ist von E. Fischer bestätigt worden, durch dessen neuere Arbeiten die Harnsäure als Derivat des Purins anzusehen ist. Strukturchemisch ist danach die Harnsäure 2-, 6-, 8-Trioxypurin. Von Horbaczewski ist die Harnsäure synthetisch durch Zusammenschmelzen von Harnstoff und Glykokoll und ferner durch Erhitzen von Trichlormilchsäureamid und Harnstoff dargestellt worden.

Die Harnsäure ist ein steter Bestandteil des Harns des Menschen und der meisten Karnivoren; im Harn der Herbivoren kommt sie nur so lange in erheblicher Menge vor, als diese Tiere Karnivoren sind, d. h. gesäugt werden; sonst nur in Spuren. Sie findet sich sehr reichlich im Harn der Vögel (Guano) und in den Exkrementen der Reptilien; hier vertritt sie die Stelle des Harnstoffs. Ein erwachsener Mensch entleert bei mittlerer Kost in 24 Stunden 0·5—0·9 g Harnsäure.

An die Harnsäure schließen sich ihrer Zusammensetzung nach an Xanthin und Hypoxanthin, die alle nach E. Fischer als Derivate des hypothetischen Purins anzusehen sind, „Purinkörper“:


$C_5H_4N_4$ Purin
$C_5H_4N_4O$ Hypoxanthin
$C_5H_4N_4O_2$ Xanthin
$C_5H_4N_4O_3$ Harnsäure.

Der in allen diesen Körpern enthaltene Komplex C_5H_4 stellt den Purinkern dar. Xanthin, das ebenso wie seine Methylderivate (Heteroxanthin, Theobromin, Theophyllin, Paraxanthin und Koffeïn) in der Natur weit verbreitet ist, stellt ein weißes Pulver dar, das in kaltem Wasser wenig, in kochendem Wasser etwas mehr löslich ist. Das Hypoxanthin (oder Sarkin) bildet farblose Kristallnadeln, die in kaltem Wasser sehr schwer, in kochendem leichter, in Alkohol nicht löslich sind; durch konzentrierte Salpetersäure wird es in Xanthin verwandelt. Beide, die stets zusammen vorkommen, finden sich im Muskel und in der Milz, in größeren Mengen im Lachssperma, in Spuren in der Milch und im Harn; im letzteren so spärlich, daß erst aus 300 Liter Menschenharn sich 1 g Xanthin gewinnen läßt. Bei der Behandlung von Nukleïn (S. 26) mit heißen Mineralsäuren spalten sich, neben Eiweiß und Phosphorsäure, Xanthin und Hypoxanthin, daneben Adenin $C_5H_5N_5$ [S. 223] und Guanin $C_5N_5C_5O$ [S. 224] ab, weshalb man alle diese Körper auch Nukleïnbasen (oder

auch Xanthinbasen im weiteren Sinne) nennt. Wahrscheinlich rühren auch die Xanthinbasen des Harns zu einem Teil von der Zersetzung des Nukleïns im Körper her, ein anderer Teil von Xanthinstoffen der Nahrung (Koffeïn, Theobromin u. A.). Ein Teil der aus dem Nukleïn abgespaltenen Xanthinbasen mag durch Oxydation in Harnsäure übergehen.

Einen konstanten Bestandteil des Harns bildet das Kreatinin (Methylglykocyamidin). Ein großer Teil desselben stammt vom Kreatin des Muskelfleisches, ein anderer Teil aus dem zerstörten Eiweiß. An Kreatinin scheidet ein erwachsener Mensch pro Tag etwa 1 g aus.

Das Kreatinin $C_4H_7N_3O$ unterscheidet sich vom Kreatin $C_4H_9N_3O_2 + H_2O$, einem Hauptbestandteile des Muskelsaftes, durch einen Mindergehalt von $2H_2O$. Kreatin geht beim Erhitzen mit Säuren, ja schon durch längeres Kochen seiner wässrigen Lösung in Kreatinin über. Das Kreatinin, farblose glänzende rhombische Säulen und Plättchen, leicht in Wasser und schwerer in Alkohol löslich, gibt mit Säuren kristallisierende neutrale Salze. Durch Einwirkung von Basen geht es unter Aufnahme von 2 H_2O leicht in Kreatin über.

Im Harn des Menschen findet sich ferner in geringer Menge (im Mittel $^3/_4$ g pro Tag) eine andere N-haltige Säure, die Hippursäure, $C_9H_9NO_3$; bei vegetabilischer Kost, namentlich Obst, nimmt die Ausscheidung von Hippursäure erheblich zu. Da dieser Körper einen reichlichen Bestandteil des Herbivorenharns bildet, soll er beim Harn der Pflanzenfreßer besprochen werden (S. 245).

Von organischen (N-freien) Bestandteilen des Harns verdient noch die Oxalsäure $C_2H_2O_4$ Erwähnung, die zum größten Teil direkt aus der Pflanzennahrung stammt und an Kalk gebunden als Calciumoxalat sich findet, und zwar in Lösung gehalten durch das saure phosphorsaure Kali des Harns. Sobald der Harn nur sehr schwach sauer oder neutral wird, fällt das Calciumoxalat in Form nur mikroskopisch erkennbarer, kleiner glänzender Quadratoktaëder aus, die mit „Briefcouverts“ Aehnlichkeit haben (Fig. 39 c, S. 248). Geschieht dies schon in den Nieren oder abführenden Harnwegen, so entstehen leicht Steinbildungen oder Konkremente, „Maulbeersteine“. In 24 Stunden werden etwa 20 mg Oxalsäure mit dem Harn entleert.

Die aromatischen Substanzen des Harns: Phenol, Kresol, Indol, Produkte der Eiweißfäulnis im Darm (S. 184), treten vom Darm aus ins Blut über und werden durch den Harn, nach Baumann's Fund, als mit Schwefelsäure gepaarte Verbindungen (sog. aromatische Aetherschwefelsäuren) ausgeschieden. Diese Aetherschwefelsäuren sind verhältnismäßig unschädlich, während Phenol und Kresol ziemlich giftig sind (S. 232).

Phenylschwefelsaures Kalium $C_6H_5O.OK.SO_2$ (früher phenolbildende Substanz genannt) und indoxylschwefelsaures Kalium $C_8H_6NO.OK.SO_2$ (früher als Indikan des Harns bezeichnet) kristallisieren beide in weißen Tafeln und Blättchen, sind in Wasser leicht, in absolutem Alkohol sehr schwer löslich. Durch Mineralsäuren, sowie durch Fäulnis werden sie unter Wasseraufnahme gespalten und geben saures schwefelsaures Kali $KHSO_4$ und Phenol C_6H_6O resp. Indoxyl $C_8H_6N.OH$, das unter Aufnahme von O in Indigo $C_{16}H_{10}N_2O_2$ übergeht. Bei vorwiegend animalischer Diät werden nach I. Munk

bis zu 50 mg Phenol mit dem Harn in 24 Stunden ausgeschieden; an Indigo nach Jaffé 10—12 mg. Tritt eine Stauung des Darminhaltes ein, sodaß dieser in größerem Umfange der Fäulnis anheimfällt, so nimmt entsprechend der reichlicheren Bildung von Indol, Phenol, Kresol auch die Ausscheidung dieser Körper durch den Harn an Menge beträchtlich zu, ebenso wenn Indol oder Phenol in den Körper eingeführt wird.

Zum Nachweis des Phenol resp. Kresol destilliert man den Harn mit Schwefelsäure und fällt das Destillat mit Bromwasser bis zur bleibenden leichten Gelbfärbung (S. 184) aus.

Zum Nachweis des Indikan versetzt man nach Jaffé-Obermayer eine Harnprobe mit dem gleichen Volumen rauchender Salzsäure; dadurch wird das Indoxyl abgespalten und dieses durch eine Spur einer oxydierenden Substanz, z. B. von (strohgelber) Eisenchloridlösung in Indigoblau übergeführt. Meist nimmt die Reaktionsmischung nur eine grünliche Färbung von wechselnder Stärke an; beim Schütteln mit Chloroform nimmt dieses das Indigoblau auf.

Die Harnfarbstoffe sind noch wenig bekannt. Das Hauptpigment ist das Urochrom, genauer untersucht ist noch das Urobilin.

Das Urochrom (Garrod), dem der Harn seine gelbe Farbe verdankt, ist rein dargestellt eine amorphe, braune Substanz, leicht in Wasser, schwer in Alkohol, gar nicht in Chloroform und Aether löslich. Das Urobilin kommt im normalen Harn nur als Vorstufe, „Urobilinogen", vor; bei Einwirkung des Sauerstoffes der Luft entsteht daraus Urobilin. Er stellt trocken eine amorphe braune Masse dar, ist leicht löslich in Alkohol, Chloroform, weniger in Wasser. Wo es reichlicher vorkommt, ist die Fluorescenz seiner ammoniakalischen Lösung für sich oder nach Zusatz eines Tropfens Chlorzinklösung für seine Gegenwart charakteristisch. Es ist identisch mit dem Sterkobilin der Fäces, beide betrachtet man als Reduktionsprodukte des Gallenfarbstoffes. Durch Oxydation kann man aus dem Urobilin eine dem Urochrom ganz ähnliche Substanz erhalten, andrerseits erhält man aus dem Urochrom durch Reduktion einen Farbstoff von denselben Eigenschaften wie das Urobilin.

Zuweilen sieht man an der Oberfläche des Harns, wenn er längere Zeit steht, ein blaues schillerndes Häutchen. Dieses besteht aus Indigoblau, das bei der alkalischen Harngärung (S. 250) aus dem Indikan abgespalten ist.

Kohlehydrate kommen im normalen Harn nur in Spuren vor. Sicher gestellt ist das Vorkommen des Traubenzuckers (etwa 0·02%), der Isomaltose und eines vielleicht zu den Pentosanen gehörenden Körpers, des Harndextrins (tierisches Gummi). Daneben Glukuronsäure (Aldehydsäure des Traubenzuckers), wie das Glykokoll, als Paarling (verbunden mit Phenol und Indoxyl). Auch die im Pflanzenreich sehr verbreiteten Pentosen sind nachgewiesen, besonders nach Genuß von Früchten (Kirschen, Pflaumen). Reichlicher findet sich bisweilen Milchzucker im Harn stillender Frauen. Diese Zucker, außerdem Kreatinin und Harnsäure bilden die „reduzierenden Substanzen" des Harns. Schließlich findet sich im normalen Harn Oxyproteinsäure, eine stickstoff- und schwefelhaltige Säure, etwas Rhodankalium (S. 136), Spuren von resorbiertem Pepsin, diastatischem (zuckerbildenden) und Labenzym.

Die Mineralsalze des Harns betragen etwa ein Drittteil der gesamten festen Stoffe. Da die Nieren einen Blutreinigungsapparat vorstellen, der das Blutplasma auf seinem Bestande an den

notwendigen Salzen zu erhalten und aller überschüssig eingeführten Salze zu entledigen bestimmt ist, da sie gleichsam über den osmotischen Druck des Blutes wachen, so wird je nach der Qualität und Quantität der mit der Nahrung eingeführten Aschebestandteile auch die Zusammensetzung der anorganischen Salze des Harns variieren.

Den hauptsächlichsten Mineralbestandteil bildet, wie im Blutserum, das Chlornatrium, demnächst das Chlorkalium. Das Vorkommen des letzteren wird daraus erschlossen, daß man mehr Chlor im Harn findet, als durch das darin enhaltene Natrium gesättigt werden kann. Im Mittel werden vom erwachsenen Menschen 10—15 g NaCl entleert. Die Nieren sind gewissermaßen Regulatoren für den NaCl-Gehalt des Blutes: sie lassen diesen nicht über eine gewisse Grenze steigen und umgekehrt nicht leicht unter eine gewisse untere Grenze (0·5 pCt. NaCl) sinken, die für die Erhaltung der Gewebzellen erforderlich ist. Wird Kochsalz sehr reichlich genossen, so werden auch reichlicher Chloride mit dem Harn ausgeschieden, umgekehrt nimmt beim Kochsalzhunger die Chlorentleerung durch den Harn schon am zweiten Tage ab und hält sich bis zum Tode auf einem sehr niedrigen Stande.

Der konstante beträchtliche Gehalt des Harns an Phosphorsäure führte zur Entdeckung des Phosphors durch Brand (1669). Die Phosphorsäure, pro Tag im Mittel etwa 3 g, ist zum größten Teil an Kalium, zum kleineren an Calcium und Magnesium gebunden, und zwar an Kalium in Form des Monokaliumphosphat oder sauren phosphorsauren Kali KH_2PO_4. Die Entstehung dieser Verbindung ist auf die oben (S. 238) erwähnte Eigenschaft der Harnsäure zurückzuführen, neutralen Phosphaten einen Teil ihrer Basis zu entziehen, sodaß saure harnsaure Salze neben sauren phosphorsauren Alkalien entstehen. Der andere Teil der Phosphorsäure kommt als Calcium- und Magnesiumphosphat $CaHPO_4$, $MgHPO_4$ vor und wird im Harn durch das saure phosphorsaure Kali in Lösung gehalten, fällt daher aus, sobald der Harn alkalisch wird. Im Allgemeinen betragen die Erdphosphate etwa $^1/_3$, die Alkaliphosphate $^2/_3$ der Gesamtmenge. Die Phosphate des Harns stammen zum größten Teil von den Phosphaten der Nahrung, zum kleineren Teil von den Geweben (vom Nukleïn [S. 239] und Lecithin), bei deren Spaltung sie frei werden und ins Blut und damit in den Harn übertreten.

Die Sulfate des Harns entstammen dem Schwefel des zerstörten Eiweiß. Da die Endprodukte des letzteren: Harnstoff, Harnsäure etc. schwefelfrei sind, so müssen beim Eiweißabbau die Schwefelatome vom Eiweißmolekül abgespalten werden. Dieser Schwefel unterliegt der Oxydation zu Schwefelsäure, die an Alkalien, und zwar beim Karnivoren und beim Menschen an Ammoniak, bei Herbivoren an Kali oder Kalk (z. T. an aromatische Substanzen [S. 240]) gebunden, mit dem Harn austritt, sodaß das Blut immer nur Spuren von Sulfaten enthält. Im Einklange damit steht die Tatsache, daß die Ausscheidung des Schwefels durch den Harn mit der des Stickstoffs (Harnstoff) annähernd gleichen Schritt hält.

beide stets in einem bestimmten Verhältnis stehen, etwa wie 1 : 16. Im Durchschnitt entleert ein erwachsener Mensch pro Tag rund 2 g (konzentrierte) Schwefelsäure.

An Basen finden sich im Harn Natrium und Kalium, ersteres von der Nahrung bezw. dem Blutserum, letzteres vom Zerfall der Blutkörperchen und Gewebzellen (Muskeln, Leber u. A.) und aus der Nahrung stammend. Bei vorwiegender Fleischnahrung werden in 24 Stunden etwa 5 g Natron und 3 g Kali mit dem Harn ausgeschieden. Jeder Harn enthält, frisch entleert, bereits Ammonsalze, deren Menge nach Salkowski und I. Munk mit der Reaktion des Harns auf- und abschwankt: im neutralen Harn finden sich weniger Ammonsalze als im sauren, am wenigsten im alkalischen Harn. Im Mittel werden ³/₄ g Ammoniak pro Tag mit dem Harn entleert. Calcium und Magnesium enthält der Harn konstant in Form von Phosphaten, sog. Erdphosphate, und zwar etwa 0·3—0·4 g CaO und 0·4—0·5 g MgO, an $CaHPO_4$ und $MgHPO_4$, zusammen im 24stündigen Harn etwa 1 g. Außer als Phosphat wird etwas Kalk noch in Form des Calciumoxalat mit dem Harn entleert (S. 240). Die tägliche Ausscheidung von Eisen beträgt höchstens 2 mg.

Die saure Reaktion des Menschenharns ist unter normalen Verhältnissen, wie schon erwähnt, durch saures phosphorsaures Kali bedingt (S. 236).

Ein Bild von der Zusammensetzung des 24stündigen Menschenharns liefern Analysen von Bunge, die derselbe am Harn eines und desselben Mannes bei Fleischkost (gebratenes Rindfleisch, Kochsalz, Brunnenwasser) und bei vegetabilischer Kost (Weizenbrod, Kochsalz, Butter, Brunnenwasser) ausgeführt hat:

	Fleischkost	Brodkost
Volumen	1672 ccm	1920 ccm
Harnstoff	67·2 g	20·6 g
Harnsäure	1·4 „	0·25 „
Kreatinin	2·16 „	0·96 „
Kali	3·31 „	1·31 „
Natron	3·99 „	3·92 „
Kalk	0·33 „	0·34 „
Magnesia	0·29 „	0·14 „
Chlor	3·82 „	5·0 „
Schwefelsäure SO_3	4·67 „	1·27 „
Phosphorsäure P_2O_5	3·44 „	1·66 „

Der Harn des Affen ist nach I. Munk bei gemischter Kost (Milch und Vegetabilien) klar, meist neutral, enthält frisch entleert nur Spuren von kohlensauren Alkalien und braust daher mit Säuren nicht auf. Er ist meist dünner als der Menschenharn (spez. Gewicht 1·007—1·015), enthält 1—2 pCt. Harnstoff, wenig Harnsäure und 0·3 pCt. Chlornatrium. Es findet sich ferner darin etwas Phenol und eine Spur Indikan.

Der Harn des Schweines (spez. Gewicht 1·010—1·015) ist ebenfalls klar, je nach Art der Fütterung bald sauer, bald neutral und enthält nicht selten doppeltkohlensaure Erden, daher er sich beim Kochen trübt, indem die doppeltkohlensauren Erden unter Entbindung von CO_2 in einfach kohlensaure übergehen, und damit die Erdkarbonate und -Phosphate ihre Löslichkeit einbüßen. An Harnstoff ist der Harn reich, an Hippursäure arm, auch enthält er nach Salomon etwas Harnsäure, Xanthin und Guanin.

Guanin $C_5H_5N_5O$, zu den Nukleïnbasen (S. 239) gehörend, bildet ein weißes Pulver, unlöslich in Wasser, Alkohol, Aether, verbindet sich mit Säuren, Basen und Salzen, gibt beim Behandeln mit Salpetersäure ein Nitroprodukt und Xanthin. Guanin findet sich in zellenreichen Organen (Leber, Milz, Pankreas, Hoden) und im Lachssperma, in geringer Menge in den Muskeln, als Hauptbestandteil im Guano (daher der Name) und in Spinnexkrementen; pathologisch nach Virchow in Muskeln, Bändern und Gelenken bei der sogenannten Guaningicht der Schweine.

Bei rein vegetabilischer Kost nimmt der Harn der Omnivoren alle Eigenschaften des Harns von Herbivoren an; er wird trübe, alkalisch (gegen Lackmus), enthält Karbonate und Hippursäure, während die Phosphate und die Harnsäure mehr und mehr abnehmen.

Der **Harn der Karnivoren** kommt dem des Menschen am nächsten. Er ist, frisch entleert, klar, gelb bis gelbbraun, von stark saurer Reaktion, enthält viel Harnstoff, wenig Harnsäure und wenig Hippursäure.

Der Harn des Hundes ist bei Fleischkost von gesättigt gelber bis brauner Farbe und viel konzentrierter als der des Menschen (spez. Gewicht = 1·025—1·055), daher er schon bei mäßigem Einengen auf dem Wasserbade zu einem kristallinischen Brei erstarrt, in dem zolllange Kristalle von Harnstoff sich besonders bemerkbar machen. Er enthält meist 4—6 pCt., zuweilen 8 bis 10 pCt. an Harnstoff (durch Zusatz starker Salpetersäure kann daher häufig der Harnstoff als salpetersaurer Harnstoff direkt ausgefällt werden [S. 237]). Bei Fleischfütterung findet sich darin nur wenig Harnsäure, die bei Brotfütterung ganz zu fehlen scheint, dagegen kommt im Hundeharn oft eine andere N-haltige eigentümliche Säure vor, die Kynurensäure. Phenolbildende Substanz enthält der Hundeharn bei ausschließlicher Fleischkost höchstens in Spuren, regelmäßig aber nach I. Munk der Katzenharn, ferner Indikan und Kreatinin. Er ist reich an Sulfaten, weniger an Chloriden; werden doch auch mit dem Fleisch verhältnismäßig nur wenig Chloride eingeführt.

Kynurensäure $C_{10}H_7NO_3 + H_2O$, vierseitige durchsichtige Kristalle, in kaltem Wasser fast unlöslich, in heißem Wasser schwer, in heißem Alkohol ziemlich löslich. Bei 255° gibt die Säure ein basisches Zersetzungsprodukt, das Kynurin C_9H_7NO. Beim Hunger fanden Voit und Riederer am wenigsten, bei reichlicher Fleischnahrung am meisten Kynurensäure. Bald tritt die Säure neben Harnsäure, bald an Stelle der letzteren auf.

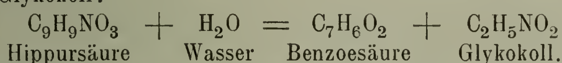
Der Harn der Katzen, im Allgemeinen dem Hundeharn ähnlich, nur durch einen eigentümlichen lauchartigen Geruch sich auszeichnend, enthält

einen schwefelhaltigen Körper, der auf unterschweflige Säure resp. deren Salze zurückzuführen ist: auf Zusatz von starken Säuren zum Harn scheidet sich Schwefel (ohne Entwickelung von Schwefelwasserstoff) aus und beim Erwärmen gibt sich der Geruch nach schwefliger Säure zu erkennen, die sich auch im Destillat nachweisen läßt.

Der **Harn der Herbivoren** ist trübe, von schmutzig gelber bis gelbbrauner Farbe, in der Regel von alkalischer Reaktion (gegen Lackmus, s. S. 235) und einem eigentümlichen unangenehmen Geruch. Er enthält Harnstoff und Hippursäure (Harnsäure nur in Spuren), meist beträchtliche Mengen von aromatischen Substanzen (Phenol, Kresol, Indoxyl an Schwefelsäure gebunden); viel Alkali- und Erdkarbonate, dagegen nur geringe Mengen von Phosphaten. Bei Grasfütterung geht Kieselsäure in den Harn über; bei der geringen Löslichkeit der SiO_2 kommt es daher nicht selten, besonders bei Schafen, zu Konkrementbildungen von SiO_2.

Der Harn der Pferde ist, frisch gelassen, meist schon trübe, in der Regel von alkalischer Reaktion und färbt sich beim Stehen an der Luft allmählich von der Oberfläche aus dunkel; er ist meist ziemlich konzentriert (spez. Gewicht 1·030—1·055 und darüber), eigentümlich zäh und schleimig, sodaß er beim Uebergießen von einem Gefäß ins andere lange Fäden zieht. Von seinen N-haltigen Bestandteilen verdient nächst dem Harnstoff die Hippursäure besonderes Interesse. Auf dem Wasserbade eingeengt, scheidet der Pferdeharn oft Kristalle von hippursaurem Kalk aus.

Hippursäure $C_9H_9NO_3$ (mit 7·8pCt. N), große weiße vierseitige Prismen oder langgestreckte Nadeln, in heißem Wasser und Alkohol leicht, in kaltem Wasser (600 T.) und Aether nur schwer, in Essigäther leicht löslich. Sie schmilzt bei 186°; bei stärkerem Erhitzen zersetzt sie sich unter Entwickelung eines Geruchs nach Blausäure und Bittermandelöl (Benzonitril), und es sublimiert die Benzoesäure. Mit Mineralsäuren oder Aetzalkalien gekocht spaltet sich die Hippursäure (Benzoylglykokoll) unter Aufnahme von Wasser in Benzoesäure und Glykokoll:



$$\underset{\text{Hippursäure}}{C_9H_9NO_3} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Benzoesäure}}{C_7H_6O_2} + \underset{\text{Glykokoll.}}{C_2H_5NO_2}$$

Dieselbe Spaltung erleidet die Hippursäure durch Fermente z. B. bei der alkalischen Gärung des Harns an der Luft (S. 250). Gärender Pferdeharn enthält daher keine oder nur wenig Hippursäure und statt derselben Benzoesäure. Die hippursauren Salze der Alkalien und Erden sind kristallisierbar und in Wasser wie in Weingeist löslich; aus ihren Lösungen wird durch stärkere Säuren die Hippursäure ausgefällt. Hippursaures Eisen, in Wasser unlöslich, geht in heißen Alkohol über.

Die Hippursäure in Form der Kalium- und Calciumsalze ist nur im Harn gefunden worden und zwar reichlich im Harn der Herbivoren, sehr sparsam in dem der Omni- und Karnivoren. Am reichlichsten findet sie sich im Pferdeharn, hier zuweilen zu 2 pCt. und darüber. Die Bildung dieser Säure ist in erster Linie von der Art der Nahrung abhängig. Wenig oder nur Spuren von Hippursäure enthält der Harn der Karni- und Omnivoren bei

Fleischkost, reichlicher bei ausschließlicher Pflanzenkost. Allein selbst bei Herbivoren ist nicht jede Pflanzennahrung für die Bildung der Hippursäure gleichwertig. Rauhfutter (Stroh, Gras, Heu) liefert reichlich Hippursäure, während bei Ernährung mit enthülsten Getreidesamen, Mohrrüben, Runkelrüben und geschälten Kartoffeln nur wenig Hippursäure entsteht. Bei reichlicher Fütterung mit Wiesenheu ist bei Pferden eine Hippursäureausscheidung bis zu 70 g pro Tag beobachtet worden, während sie bei vorherrschender Haferfütterung und mässiger Heugabe nur 15—20 g beträgt. Auf die Art ihrer Bildung im Körper hat zuerst die Entdeckung Wöhler's (1824) ein Licht geworfen, der zufolge Benzoesäure und deren Substitutionsprodukte (Nitro-, Oxybenzoesäure), ferner Zimtsäure, Chinasäure, in den Körper eingeführt, in Form von Hippursäure mit dem Harn austreten; es muß also die Benzoesäure sich im Organismus mit Glykokoll paaren und unter Abspaltung von Wasser Hippursäure bilden. Die Bildung von Hippursäure erfolgt bei Säugetieren fast ausschließlich in der Niere (S. 256.)

In Gräsern und Futterkräutern scheint Chinasäure enthalten zu sein, die im Heu direkt nachgewiesen ist; in den Kaffebohnen ist Chinasäure, in den Steinfrüchten (Preißelbeeren, Pflaumen) Benzoesäure gefunden worden, und wenn auch das Glykokoll frei als solches im Organismus nicht angetroffen wird, so findet es sich mit Cholalsäure gepaart in der Galle (S. 164). Man stellt sich nun vor, daß die mit der Galle in den Darm ergossene Glykocholsäure den in dem letzteren stattfindenden Fäulnisprozessen (S. 187) anheimfällt, die zur Spaltung der Säure in Cholalsäure und Glykokoll führen. Das Glykokoll, vom Darm aus resorbiert, vereinigt sich weiterhin mit Körpern der Benzolreihe und tritt als Hippursäure mit dem Harn heraus. Damit würde es stimmen, daß in der Galle der Karnivoren die Glykocholsäure und in ihrem Harn die Hippursäure fast ganz fehlt. Nun findet sich aber auch beim Hunger und bei reiner Fleischnahrung ein wenig Hippursäure im Harn; ihre Entstehung ist nach Salkowski folgende: bei der Fäulnis des Eiweiß im Darm tritt u. A. auch Phenylpropionsäure (S. 184) auf; diese wird resorbiert, im Körper zu Benzoesäure oxydiert und als Hippursäure ausgeschieden.

Im Pferdeharn sind die aromatischen Substanzen reichlich vertreten: Phenol, Kresol, Indoxyl, sämtlich als Aetherschwefelsäuren (S. 240), ferner Brenzkatechin, teils frei, teils als gepaarte Schwefelsäure darin vorkommend.

Brenzkatechin $C_6H_4(HO)_2$, das Dihydroxyl des Benzol, in Wasser, Alkohol und Aether leicht löslich, färbt sich in alkalischer Lösung unter lebhafter Absorption von Sauerstoff erst grün, dann braun, endlich schwarz und reduziert ammoniakalische Silberlösung schon in der Kälte fast augenblicklich zu metallischem Silber. Die wässrige Lösung gibt, mif 1 Tropfen Eisenchlorid versetzt, selbst bei starker Verdünnung eine intensiv grüne Färbung, die bei Zusatz von Ammoniak schön violett wird.

Auf die Gegenwart von Brenzkatechin ist nach Baumann die Dunkelfärbung zurückzuführen, die der alkalische Pferdeharn beim Stehen an der Luft zeigt, indem das bei der Harngärung aus der Brenzkatechinschwefelsäure frei gewordene Brenzkatechin sich im alkalischen Harn unter Sauerstoff-

absorption braun färbt. Auch das Auftreten von Brenzkatechin scheint mit der Pflanzennahrung in Verbindung zu stehen.

Bei Fütterung mit Hafer und Heu werden nach I. Munk und Tereg pro Tag etwa 3 g Phenol (bezw. Kresol), an Indigo nach Jaffé 0·3—0·5 g mit dem Harn des Pferdes entleert.

Unter den Mineralsalzen des Pferdeharns ist das Vorkommen von Erdkarbonaten bemerkenswert. Kohlensaurer Kalk ist häufig in außerordentlich fein verteiltem Zustande darin suspendiert; zu einem Teil ist hierauf auch die eigentümliche schleimig zähe Beschaffenheit zurückzuführen, welche die meisten Pferdeharne darbieten, zum anderen Teil auf die gequollenen Epithelien der Harnwege und einen schleimartigen Stoff (Nukleoalbumin [S. 14]). Abgesehen davon findet sich Kalk in Verbindung mit Hippursäure und nach Salkowski mit Schwefelsäure. Sulfate finden sich sowohl an Alkalien als an Kalk und an aromatische Körper (Phenol etc.) gebunden. Nach Salkowski enthält der Pferdeharn an Kalk 3—4 mal so viel als der Menschenharn, dagegen an Phosphorsäure (P_2O_5) nur $^1/_4$ g in der Tagesmenge.

Während bei den Karnivoren mehr als 90 pCt. der eingeführten Phosphorsäure im Harn wiedererscheinen, enthält der Harn der Pflanzenfresser eine nur kleine Menge davon, z. B. der Pferdeharn nur 0·01 pCt., die Hauptmasse derselben findet sich im Kot wieder (S. 192). Wie aus Bertram's Versuchen an Ziegenböcken erhellt, ist es der große Kalküberschuß im Pflanzenfutter, der die Abwesenheit oder das nur spurweise Vorkommen von Phosphorsäure im Herbivorenharn bedingt. Fügt man phosphorsaures Kali zum Futter hinzu, so steigt die Phosphorsäureausscheidung durch den Harn, während der Kalk daraus fast vollständig verschwindet. Bei Körnerfütterung (Hafer, Roggen, Gerste) ist daher in Folge des Gehaltes an phosphorsaurem Kali im Futter der Harn nicht selten neutral bis sauer und zeigt dann eine Vermehrung der Phosphate.

Ruhende Stallpferde scheiden bei 10—15 Liter Tränkwasser 3 bis 4 Liter Harn aus, bei sehr reichlicher Aufnahme von Tränkwasser steigt die tägliche Harnmenge auf 5, selten 6 Liter.

Vom Pferdeharn weicht in manchen Beziehungen der Rinderharn ab. Auch bei mäßiger Tränkung ist letzterer minder konzentriert als der Pferdeharn, sein spezifisches Gewicht beträgt 1·020—1·030. Erhalten milchende Kühe neben genügendem (eiweißreichen) Futter zum Zweck der Erzielung eines größeren Milchertrages sehr reichlich Trinkwasser, so wird ihre Harnmenge sehr groß (täglich 20—25 Liter) und dementsprechend der Harn minder konzentriert (spezifisches Gewicht 1·007—1·015); zugleich wird er klar oder nur wenig trübe, hellgelb mit einem Stich ins Grünliche. Bei eiweißreicher Nahrung überwiegt im Rinderharn der Harnstoff, bei eiweißarmem Futter die Hippursäure. An aromatischen Substanzen fand I. Munk den Kuhharn bei weitem nicht so reich als den Pferdeharn; günstigen Falles wird nur $^1/_3$ so viel Phenol ausgeschieden als beim Pferde.

Der Harn gefütterter Kälber stimmt in jeder Beziehung mit dem Rinderharn überein, nur daß er noch dünner ist; sein Wassergehalt kann bis 99 pCt. und darüber steigen. Sehr verschieden davon verhält sich der Harn noch gesäugter Kälber. Da diese von Milch, also von animalischer Nahrung leben,

so hat ihr Harn alle Eigenschaften des Fleischfresserharns: er ist klar, von saurer Reaktion, enthält reichlich Phosphate; von organischen Substanzen: Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin und endlich Allantoin, welch letzteres zum Teil den Harnstoff und die Harnsäure vertritt.

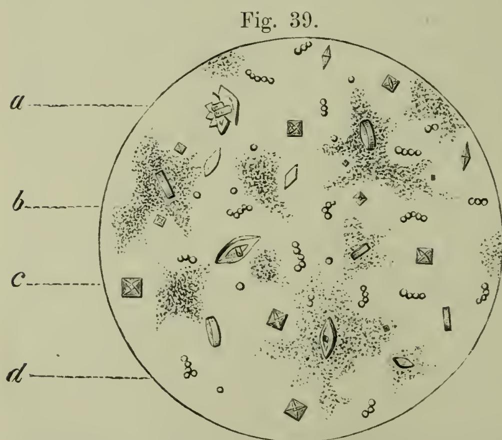
Allantoin $C_4H_6N_4O_3$, zuerst in der Allantoisflüssigkeit der Kühe nachgewiesen, kristallisiert in farblosen Prismen, ziemlich schwer löslich in kaltem Wasser, leichter in kochendem Wasser und in heißem Alkohol. Entsteht sehr reichlich bei der Oxydation von Harnsäure (z. B. durch Kaliumpermanganat). In geringer Menge findet es sich auch neben Harnsäure im Harn von Schwangeren und Neugeborenen, sowie häufig im Harn von Hunden und Katzen bei Fleischnahrung.

Dem Kuhharn kommt der Ziegenharn sehr nahe. Auch dieser ist bei Grasfütterung meist fast klar oder nur wenig trübe, hellgelb, von alkalischer Reaktion (gegen Lackmus) und einem niedrigen spezifischen Gewicht (1·006 bis 1·015). Die tägliche Harnausscheidung einer Ziege beträgt $^1/_3$—$^9/_{10}$ Liter.

Der Harn des Kaninchens ist trübe, lehmfarben, von alkalischer Reaktion (gegen Lackmus) und unangenehmem Geruch. Er ist meist sehr konzentriert und hat eine schleimige Beschaffenheit, die wohl auch großenteils auf fein verteiltes Calciumkarbonat zurückzuführen ist; nicht selten enthält er, frisch entleert, ungelöstes Kalk- nnd Magnesiumphosphat. Mit Säuren braust er auf und ist, angesäuert, leichter filtrierbar.

Harnsedimente. Ueberläßt man frisch entleerten Harn sich selbst, so kühlt er ab. und es enstehen sog. Harnsedimente, d. h. entweder setzen an und für sich darin ungelöste Stoffe. wie der kohlensaure (resp. phosphorsaure) Kalk im Herbivorenharn, sich nach kürzerer oder längerer Zeit ab, oder ursprünglich aufgelöste Stoffe büßen aus gleich zu erörternden Gründen ihre Löslichkeit ein und fallen aus. So können im sauren Harn ausfallen: Harnsäure und harnsaure Salze; in Harnen, deren Reaktion sich der neutralen nähert: oxalsaurer Kalk; im alkalischen Harn: phosphorsaurer Kalk, phosphorsaure Magnesia, meist auch etwas phosphorsaure Ammoniak-Magnesia; im Herbivorenharn auch kohlensaurer Kalk; im zersetzten ammoniakalischen Harn (neben kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk): reichlich phosphorsaure Ammoniak-Magnesia, manchmal harnsaures

Fig. 39.

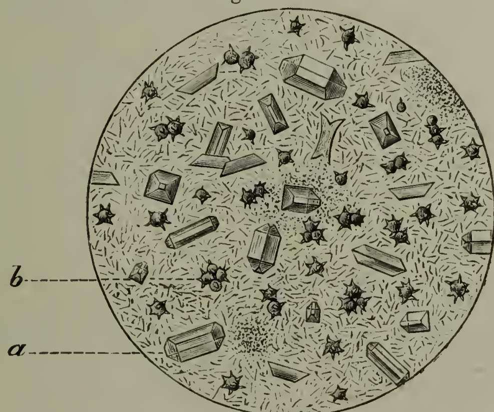


a Gruppe von Harnsäurekristallen. b Amorphe harnsaure Salze. c Oxalsaurer Kalk. d Gärungspilze.

Ammoniak. Ferner finden sich nicht selten im Bodensatz des Harns Schleimkörperchen und Epithelien der Harnwege (S. 235), Bakterien, Hefepilze u. s. w.

Stark saurer Harn von gesättigter Färbung scheidet nach längerem Stehen immer Harnsäurekristalle aus; dieselben sind meist dunkelgelb bis gelbbräunlich oder rötlich gefärbt, bilden zuweilen kleine Tafeln von rhombischem Aussehen, erscheinen aber überwiegend in „Wetzsteinform" und in „Faßform" (Fig. 39, a). Solche Sedimente bilden sich durch die zersetzende Einwirkung des sauren phosphorsauren Kali auf die harnsauren Alkalien; zunächst entsteht saures harnsaures Alkali und weiterhin Harnsäure neben sekundärem Phosphat K_2HPO_4; je mehr saures Phosphat der Harn enthält oder je konzentrierter er ist, desto eher erfolgt die Ausscheidung. Geschieht dies schon in den Harnwegen, so kommt es zur Bildung von Konkrementen, die in der Regel sich in Form kleiner Körner darstellen „Harngries". Neben der Harnsäure und meist schon vor ihr sedimentieren harnsaures Natron und Kali; kühlt der mit fast 40⁰ aus der Blase kommende Harn ab, so wird ein Teil der harnsauren Salze, die in warmem Wasser viel löslicher sind als in kaltem (S. 239), unlöslich und fällt aus. Je stärker die saure Reaktion des Harns, desto schneller fallen die sauren harnsauren Salze aus, weil sie in Wasser schwerer löslich sind, als die neutralen. Die Sedimente von harnsauren Salzen sind meist rosarot bis ziegelrot (sedimentum lateritium) gefärbt und erscheinen unter dem Mikroskop gewöhnlich in amorpher feinkörniger Form (b). Charakteristisch für sie ist auch ihre Löslichkeit, sobald man den (sauer reagierenden) Harn gelinde, auf 40—50⁰ C. erwärmt. Neben diesen Sedimenten finden sich, vorwiegend in sehr schwach sauren und neutralen Harnen, meist nur mikroskopisch erkennbare, vereinzelte Quadratoktaëder oder „Briefcouvertformen" des oxalsauren Kalkes (c), der infolge der Umsetzung des sauren Phosphats in sekundäres, alkalisch reagierendes Phosphat sein Lösungsmittel eingebüßt hat (S. 240).

Fig. 40.



a Phosphorsaure Ammoniakmagnesia. b Harnsaures Ammoniak. Dazwischen Bakterien.

Läßt man klaren sauren Harn mehrere Tage bei Zimmertemperatur stehen, so nimmt seine saure Reaktion ab, der Harn wird neutral, dann unter Auftreten einer deutlichen, mehr und mehr zunehmenden Trübung alkalisch, bis er schliesslich deutlich nach Ammoniak riecht. Solch ammonialkalischer Harn läßt sich vom

einfach alkalischen Harn dadurch unterscheiden, daß er schon ein darüber gehaltenes feuchtes rotes Lackmuspapier bläut, während der nicht ammoniakalische Harn nur das mit ihm benetzte Papier bläut. Gleichzeitig mit diesem Umschlagen der Reaktion lösen sich die im sauren Harn entstandenen Sedimente von Harnsäure und sauren harnsauren Salzen auf, und sobald der Harn alkalisch geworden, fallen neue Sedimente (Fig. 40) aus: phosphorsaurer Kalk und phosphorsaure Ammoniak-Magnesia (a), im konzentrierten, stark ammoniakalischen Harn nicht selten harnsaures Ammoniak (b). Dies Umschlagen der Reaktion des Harns beruht darauf, daß der Harnstoff infolge eines eigentümlichen Fermentes eine Umsetzung in kohlensaures Ammoniak erleidet (S. 236). Man bezeichnet diesen Prozess als die alkalische Gärung des Harns.

Die Gärung steht in Abhängigkeit von Bakterien (Bacillus ureae), nur mikroskopisch sichtbaren, sich lebhaft bewegenden stäbchenförmigen Gebilden (Fig. 40 zwischen den Kristallen), die sich in jedem gärenden Harn massenhaft finden (neben kleinsten rundlichen, in Ketten an einander gereihten Kügelchen, dem Micrococcus ureae). Der normale Harn enthält keine Spaltpilze. Bindet man Hunden, deren Harnblase gefüllt ist, die Harnröhre am Blasenhalse fest zu, so kann man die verschlossene ausgeschnittene Harnblase wochenlang an der Luft hängen lasssen, ohne daß der Harn in der Blase — selbst der alkalische Kaninchenharn — ammoniakalisch wird oder sich darin Spaltpilze entwickeln. Es geschieht dies aber ziemlich schnell, sobald die Luft freien Zutritt hat, folglich muß der Gärungserreger dem Harn durch die Luft zugetragen werden.

Bei der ammoniakalischen Gärung des Harns sedimentiert saures harnsaures Ammoniak meist in sog. „Stechapfel- oder Morgensternform", d. h. in gelblich gefärbten Kugeln, die mit stachelartig aufsitzenden kleinen Prismen besetzt sind (Fig. 40, b).

Sobald der Harn alkalisch wird, fällt phosphorsaure Ammoniakmagnesia (Tripelphosphat) $MgNH_4PO_4 + 6H_2O$ in der charakteristischen „Sargdeckelform" aus (Fig 40, a), indem ein Teil des bei der Harnstoffzerlegung gebildeten Ammoniaks sich mit der phosphorsauren Magnesia verbindet; gleichzeitig fällt phosphorsaurer Kalk meist in Körnchenform, selten in keilförmigen Kristallen nieder oder bildet eine schillernde, irisierende Haut an der Oberfläche.

Im alkalischen Harn der Herbivoren setzt sich häufig schon nach kürzerem Stehen der fein suspendierte kohlensaure Kalk ab entweder in amorpher Form oder in kleinen weißen Kugeln oder Drusen, im Kaninchenharn nicht selten Kalk- und Magnesiumphosphat. Werden diese Harne bei der Gärung ammoniakalisch, so fällt gleichfalls phosphorsaure Ammoniakmagnesia aus (Kalkphosphat enthält der Herbivorenharn nur wenig [S. 247]).

Wasserausscheidung durch den Harn. Da der Harn die Ueberschüsse des Wassers aus dem Körper entfernt, so wird, je reichlicher die Wasserzufuhr, ceteris paribus um so größer auch die Harnausscheidung sein. Mit dem stärkeren Wasserstrom, der infolge reichlicher Wasseraufnahme durch den Körper zirkuliert, werden mehrere feste Stoffe aus den Geweben ausgespült und treten mit dem Harn in um 3—5 pCt. größerer Menge heraus. Büßt

umgekehrt der Körper durch reichliche Wasserabgabe von den Lungen und insbesondere von der Haut, durch starkes Schwitzen oder durch reichliche wässrige Darmentleerungen (profuse Diarrhöen) Wasser ein, sodaß infolge dessen das Blut wasserärmer wird, so wird weniger Harn ausgeschieden, dafür ist derselbe aber stark gefärbt und sehr konzentriert, „hochgestellt". Ebenso kann bei vollständiger Enthaltung von Speise und Trank infolge von Wasserarmut des Blutes die tägliche Harnmenge eines Menschen auf etwa $^1/_6$ der Norm, bis auf 250 ccm sinken. Ist dagegen wie bei feuchter und kalter Luft die Verdunstung seitens der Hautoberfläche beeinträchtigt, so wird der Harn kopiös, blaß und von niedrigem spez. Gewicht.

Längeres Verweilen des Harns in der Harnblase hat nach Versuchen am Hunde kaum eine Veränderung des Harns zur Folge. In Folge der besonderen Anordnung und Dicke des Blasenepithels vollzieht sich die Diffusion von Substanzen aus der Blasenhöhle in das Blut nach Gerota so langsam, daß die intravesikale Resorption praktisch kaum in Betracht kommt.

Uebergang in den Körper eingeführter heterogener Stoffe. Die in Wasser resp. in den Körpersäften löslichen und diffusiblen Stoffe werden als solche oder nach vorgängiger Umwandlung im Organismus mit dem Harn ausgeschieden. Die löslichen Salze der Alkalien und Metalle treten als solche bald schneller, bald langsamer mit dem Harn aus. Dagegen werden organische Säuren an Basen gebunden, sog. neutrale pflanzensaure Alkalien, wie essigsaure, äpfelsaure, weinsaure etc. Alkalien im Körper oxydiert und als kohlensaure Salze ausgeschieden. Es kann daher durch Einführung pflanzensaurer Alkalien auch der Karnivoren- und Omnivorenharn alkalisch werden; hierauf beruht auch die Wirkung des Pflanzenfutters, den Harn alkalisch zu machen. Ebenso werden freie organische Säuren, wie Milch-, Zitronen-, Aepfel- und Weinsäure größten Teils oxydiert. Nach Einführung von Terpentin nimmt der Harn einen veilchenartigen, nach Genuß von Spargel einen eigentümlichen widrigen Geruch (nach Methylmercaptan, $CH_3.HS$) an. Der Synthesen, die eingeführte aromatische Körper, wie Benzoesäure, Chinasäure u. a., durchmachen, indem sie mit Glykokoll gepaart in Form von Hippursäure austreten, ist bereits Erwähnung geschehen (S. 246). Endlich erscheinen manche Farbstoffe (die Pigmente von Krapp, Rhabarber, Blauholz, Methylenblau, Indigokarmin u. a.) und Riechstoffe (Baldrian, Knoblauch, Safran u. a.) im Harn wieder.

Einzelne lösliche und leicht resorbierbare Stoffe werden, in den Körper eingeführt, außerordentlich schnell wieder mit dem Harn ausgeschieden; ist ja auch die Umlaufzeit des Blutes (S. 67) eine sehr kurze. So ist Jodkalium und Schwefelcyankalium (Rhodankalium) schon 5—10 Minuten, Indigo und Krappfarbstoff schon 15 Minuten, der Farbstoff des Rhabarbers bereits 20 Minuten nach der Einführung in den Magen im Harn nachweisbar; bei leerem Magen und größeren Mengen der eingeführten Stoffe noch früher.

Zum Verständnis der Harnbereitung oder Mechanik der

Fig. 41.



Schema des Nierenbaues.

Harnbildung bedarf es der Kenntnis der harnbildenden Organe, der Nieren.

Bau der Niere. Die Niere ist ein Aggregat tubulöser Drüsen, deren Tubuli, die Harnkanälchen, aus einer strukturlosen Membrana propria bestehen, der innen eine das Lumen mehr oder weniger ausfüllende Epithelschicht auf-

sitzt, nur daß die Tubuli, wie auch die Blutgefäße, gewisse bedeutsame Eigentümlichkeiten zeigen. Bei der verhältnismäßig einfachen Niere des Kaninchens (Fig. 41) verteilt sich die vom Hilus aus eindringende große Nierenarterie rasch durch die radiär gestreifte Marksubstanz und schickt an der Grenze von Rinde und Mark Bögen aus, die Arcus arteriosi a, und von diesen steigen Aeste senkrecht nach oben, Aa. interlobulares a i, zwischen die Markstrahlen M der im übrigen körnig aussehenden Rinde und geben in kurzen Abständen kleine Seitenzweige ab. An diesen, wie an Stielen, sitzen endständig beerenförmige Gebilde, die schon mit bloßem Auge als rote Punkte sichtbaren Malpighischen Körperchen, die Glomeruli oder Gefäßknäuel g. Aus dem zuführenden Aste, Vas efferens v a entwickeln sich 3—5 Aestchen zu netzförmig anastomosierenden Blutgefäßschlingen, die dann wieder zu einem Gefäß zusammenfließen, dem Vas efferens v e, dessen Lichtung enger als die des Vas afferens ist. Diese Glomeruli, die den histologischen Charakter von Kapillaren tragen, treten in innigste Beziehung zu den Harnkanälchen, wie schon Joh. Müller bei den niedersten Wirbeltieren, den Myxinoiden gefunden, aber erst Bowman (1842) als für alle mit Nieren ausgerüstete Tiere allgemein gültig dargetan hat. Es ist nämlich jeder Glomerulus eingestülpt in eine zweiblättrige feste Kapsel, die Müller'sche oder Bowman'sche Kapsel, sodaß er von ihr umfaßt wird; die Kapsel stellt die blindsackartige Enderweiterung eines mit engem und kurzem Halse beginnenden Harnkanälchens dar, somit giebt es ebensoviel Glomeruli als Harnkanälchen. Diese verlaufen zunächst als weite Kanäle in labyrinthischen Windungen, sog. gewundene Kanälchen, Tubuli contorti c durch die Rinde (daher dieser Teil der Rinde auch Nierenlabyrinth L heißt), setzen sich dann in ein gerades durch die Marksubstanz herabsteigendes, schnell an Durchmesser abnehmendes Stück fort (enger Schenkel der Henle'schen [1862] Schleife), um dann mehr oder weniger nahe der Nierenpapille p mit enger Schlinge h in den breiteren aufsteigenden Schenkel der Henle'schen Schleife umzubiegen, der den Harnkanal zur Rinde, aber in einen Markstrahl M zurückführt. Hier mündet er mittelst eines bogig gewundenen weiten Schaltstückes v in ein Sammelröhrchen s ein. Durch den spitzwinkligen Zusammenfluß mehrerer solcher Röhrchen entsteht ein großes mit weitem Lumen versehenes Sammelrohr 2. Ordnung. Die Sammelröhren laufen konvergierend nach der Papillenspitze p als Ductus papillares, um hier, zu 25—80 an Zahl für je eine Papille, in das Nierenbecken auszumünden. Die einzelnen Kanalabschnitte tragen ein verschiedenes Epithel: in den gewundenen Kanälchen ist das Epithel von dunklem körnigen Aussehen, membranlos und läßt keine scharfe Abgrenzung seiner einzelnen Zellen erkennen: die Protoplasmapulpa ist bei den Säugetieren im Basalteil fein radiär gestreift (Stäbchenepithel) und trägt auf der dem Lumen des Harnkanälchens zugewandten Oberfläche einen „Bürstenbesatz". Die innere Oberfläche der Müller'schen Kapsel ist ebenso wie die Oberfläche des Glomerulus von sehr flachen polygonalen Zellen ausgekleidet. Die dünnen absteigenden Schleifenschenkel führen eine Lage heller flacher Zellen, die breiteren aufsteigenden Schenkel ein ähnliches Epithel wie die gewundenen Rindenkanälchen. Die Sammelröhrchen sind mit kubischen, hellen, deutlich begrenzten Zellen ausgekleidet. Durch die Einstülpungsöffnung der Müller'schen Kapsel tritt das Vas afferens v a in den Glomerulus ein und das engere Vas efferens v e heraus. Das letztere löst sich in ein engmaschiges Kapillarnetz

auf, das die geraden Kanäle der Markstrahlen und die gewundenen Rindenkanäle umspinnt. Von jedem an der Grenze zwischen Rinde und Mark gelegenen Arcus arteriosus a gehen außer den beschriebenen, die Glomeruli bildenden aufsteigenden Aestchen a i, noch in das Mark gerade herabsteigende Aestchen, Arteriolae rectae, ab, welche zur Papille hinziehen; diese führen dem Mark arterielles Blut zu, das nicht erst vorher durch die Glomeruli geströmt ist. Die Venen, die aus den die Harnkanälchen umspinnenden Kapillaren entstehen, sammeln sich zu Aesten v i, die in der Rinde parallel den Arterien a i zur Grenzschicht herabsteigen, hier ebenfalls Bögen bilden v, in welche zugleich die von der Marksubstanz abführenden büschelförmigen Venulae rectae einmünden. Die letzteren laufen dicht neben den Arteriolae rectae und bilden mit letzteren zusammen die Vasa recta des Markes.

Die Niere aller höheren Säuger und des Menschen ist aus einer Anzahl von Abteilungen zusammengesetzt, von denen jede den gleichen Bau besitzt, wie die einfache Niere des Kaninchens oder Meerschweinchens. Beim Fötus ist die Abgrenzung jedes dieser Abschnitte, Renculi, noch deutlich markiert; späterhin verwachsen die einzelnen Teile mit einander.

Gleich nachdem das arterielle Blut das linke Herz verlassen, strömt es aus der Bauchaorta in die, im Verhältnis zur Kleinheit des Organs, sehr weiten Nierenarterien; es wird also in der Zeiteinheit eine mächtige Blutsäule unter dem hohen Aortendruck durch die Nieren hindurchgetrieben: andererseits kann in den ebenfalls weiten Nierenvenen der Blutdruck nur ganz minimal positiv sein, da die Nierenvenen unweit des Durchtrittes der unteren Hohlvene durch das Zwerchfell in den aspirirenden Brustraum (S. 119) einmünden. Folglich besteht eine sehr hohe und konstante Druckdifferenz, d. h. ein großes Gefälle, das beträchtliche Widerstände für den Blutlauf zu überwinden und dem Blutstrom eine große Geschwindigkeit zu erteilen vermag. C. Ludwig (1843) hat zuerst die hydraulischen Bedingungen in den Nieren analysiert und die Ausscheidung einer Lösung von Blutwasser und Salzen als Resultat derselben abgeleitet. Da der Glomerulus durch Verästelung einer Arterie entsteht und die Summe der Durchmesser dieser Aeste größer ist als der Durchmesser des Vas afferens, muß eine der Erweiterung des Strombettes entsprechende Verlangsamung der Blutströmung, umgekehrt aber beim Zusammenfluß der Gefäßschlingen zum Vas efferens, das enger als das Vas afferens ist, eine entsprechende Beschleunigung der Blutströmung stattfinden (S. 52). Infolge der engen Lichtung und der Windungen jedes einzelnen der den Glomerulus bildenden Gefäßchen werden in ihm erhebliche Reibungswiderstände für die Blutströmung gesetzt, die einen Teil der Stromkraft verzehren; infolge der Hemmnisse aber, welche die Enge der einzigen Abflußöffnung, das Vas efferens, herbeiführt, wird eine Stauung des Blutes im Glomerulus und dadurch auch erhöhter Seitendruck bedingt. Unter diesem erhöhten Seitendruck des Blutes auf die permeable Wand der Gefäßschlingen werden reichlich Blutwasser und Salze, spärlich Eiweißkörper transsudiert, und es würde so in die Müller'sche Kapsel eine dem Blutplasma

nahe stehende, nur wenig Eiweiß enthaltende Flüssigkeit hineingepreßt werden (S. 198). Verringert sich infolge der Transsudation die Menge des Blutplasmas, so wird es verständlich, daß das Vas efferens ein geringeres Kaliber hat, als das Vas afferens. Daß das mechanische Moment des Blutdruckes eine wesentliche Bedingung für die Harnabscheidung ist, geht daraus hervor, daß die künstlich erzeugte Herabsetzung des Aortendruckes (durch starke Blutentziehungen oder Durchschneidung des Halsmarks) die Harnmenge im allgemeinen abnehmen, Steigerung des Aortendruckes (z. B. durch Unterbindung mehrerer größerer Arterien) sie zunehmen läßt. Ist der Blutdruck in der Nierenarterie, beim Hunde von 120 (bis 150) auf 30 (bis 40) mm Hg gesunken, so erfolgt nach Grützner meist keine Harnabscheidung mehr. Zur Filtration sollte nach Ludwig noch ein zweiter Vorgang hinzutreten, nämlich der aus den Gefäßknäueln in die Müller'sche Kapsel transsudierte, sehr wasserreiche Harn in den Harnkanälchen sollte mit dem infolge der Transsudation nunmehr konzentrierten Blute, das die Harnkanälchen umspült, sowie mit der in den intertubulären Lymphbahnen strömenden Lymphe in Diffusionsverkehr treten, an diese hauptsächlich Wasser abgeben und dadurch selbst allmählich konzentrierter werden.

Eine blos mechanische oder Drucktheorie reicht aber, wie übrigens schon Ludwig anerkannt hat, nicht aus, um die Erscheinungen der Harnsekretion zu erklären. Einmal reagiert der Harn bei den Karnivoren, beim Menschen und bei hungernden Herbivoren konstant sauer, während die Reaktion des Blutplasmas alkalisch bis neutral ist; ferner finden sich die Salze und die wesentlichen Bestandteile, wie Harnstoff, Harnsäure etc., die im Blute nur spärlich (der Harnstoff nur zu 0·05 bis 0·1 pCt.) vorkommen, im Harn in 2 bis 50mal stärkerer Konzentration; weiter enthält der Harn Stoffe, die im Blute gar nicht angetroffen werden, wie die Hippursäure und diese bei den Herbivoren in recht beträchtlicher Menge; endlich tritt auf Verengerung der Nierenvenen, obwohl dadurch der Druck in den Glomeruli beträchtlich erhöht wird, nicht nur keine Steigerung, vielmehr eine sofortige beträchtliche Abnahme der Harnabscheidung ein. Abgesehen von diesen Tatsachen, die mit einer rein mechanischen Druckhypothese nur schwer zu vereinigen sind, läßt eine solche die eigentlichen Drüsenzellen, die Epithelien der Harnkanälchen ganz außer Acht, betrachtet sie gewissermaßen nur als Ufersteine des Harnstroms, während doch bei allen übrigen Drüsen für die Bildung des Sekretes als wesentlich die aktive Tätigkeit der Drüsenzellen in Betracht kommt. Bowman, dem wir die allgemein gültige Feststellung der innigen Beziehungen zwischen den Blut- und Harnkanälchen verdanken, hat zuerst dem Epithel der Nierentubuli, gleichwie anderen Drüsenzellen, eine bedeutsame Rolle bei der Harnbereitung zuerkannt: diese Epithelien sollten die Ausscheidung der spezifischen Bestandteile (Harnstoff, Harnsäure u. a.) besorgen

oder wenigstens regeln; das aus den Glomeruli ausgepreßte Wasser und allenfalls die Salze sollten in den Harnkanälchen aus deren Zellen jene Substanzen gleichsam ausschwemmen. Von den Drüsenzellen ist es uns anderweitig bekannt, daß sie gewisse Stoffe an sich ziehen, Salze zerlegen und daraus bald die Säuren bald die Basen entbinden. Bei einer direkten Beteiligung der Nierenzellen an der Harnbereitung würde es auch verständlich sein, daß das quantitative Verhältnis der im Harn vorkommenden Stoffe durchaus verschieden ist von demjenigen, in welchem sich jene Stoffe im Blute befinden, und daß aus den Salzen des Blutes, gleichwie im Magen freie Säure, hier saure Salze abgeschieden werden. Zudem sind bereits eine Reihe von Tatsachen bekannt, welche die direkte Beziehung der Drüsenzellen der Niere zur Harnbereitung dartun, obwohl nach Sauer eigentliche sekretorische Veränderungen der Drüsenzellen nicht nachweisbar sind; nur sind bei spärlicher Sekretion die Zellen der gewundenen Kanäle hervorgewölbt und werden bei flotter Sekretion abgeflacht. Heidenhain hat gezeigt, daß nach Injektion von indigschwefelsaurem Natron ins Blut von Hunden zu einer Zeit, wo der Harn infolge des Uebertrittes dieses Salzes blau erscheint, der blaue Farbstoff weder auf der Oberfläche der Glomeruli noch in den Müller'schen Kapseln sich findet, vielmehr erst in den gewundenen Kanälchen angetroffen wird, und zwar kann der Austritt des blauen Salzes durch die Epithelien der gewundenen Kanäle (sowie der aufsteigenden Schenkel der Henleschen Schleifen) direkt aus der Färbung der Epithelien erkannt werden. Auch der Harnstoff wird, wie Nussbaum an der Froschniere gefunden hat, nicht von den Gefäßknäueln, sondern von den Epithelien der gewundenen Kanäle abgeschieden. Doch sind gegen die Beweiskraft dieser Versuche von anderen Autoren beachtenswerte Einwände erhoben worden. Die bedeutsamste Tatsache indessen, die unzweideutig für die spezifische chemische Tätigkeit der Nierenepithelien spricht, ist die Synthese der Hippursäure aus Benzoesäure und Glykokoll, die, wie Bunge und Schmiedeberg gezeigt haben, bei Karnivoren nur in der Niere (bei Herbivoren außer in der Niere auch noch anderswo im Körper) zu Stande kommt und zwar auch in der aus dem Körper entfernten und künstlich durchbluteten Niere, so lange die Nierenzellen noch funktionieren; daher erfolgt die Vereinigung beider Stoffe, nur in geringerem Umfange, auch dann noch, wenn das lebenswarme Organ fein zerrieben und mit Benzoesäure und Glykokoll digeriert wird. Ferner wird der Harn oft wärmer gefunden, als das einströmende Blut, was für chemische (oxydative) Prozesse in den Nieren spricht, endlich wird, wie alle Drüsensekretionen, auch die Harnabscheidung schon durch kleinste Gaben von Atropin (Alkaloid der Tollkirsche) beträchtlich verringert.

Weitere Untersuchungen von Heidenhain, I. Munk, Senator und anderen haben gezeigt, dass nicht so der Blutdruck selbst, als die Geschwindigkeit des Blutstromes in den Glomeruli

es ist, welche die Wasserabscheidung beherrscht; denn nach Verengerung der Nierenvene sinkt, ungeachtet der dadurch bewirkten Drucksteigerung in den Glomeruli, die Harnausscheidung auf einen geringen Wert. Diese Folgerung hat auch Munk an der frisch ausgeschnittenen und künstlich durchbluteten, „überlebenden" Niere direkt bestätigen können. Die Strömungschnelle des Blutes hat nicht nur den Wert beschleunigter Zufuhr des Absonderungsmaterials, sondern ihre Hauptbedeutung liegt in der Sauerstoffversorgung, deren die sezernierenden Zellen für ihre Arbeitsleistung bedürfen; Arterienverschluß hebt infolge Erstickung der Nierenzellen die sekretorische Tätigkeit derselben definitiv auf; vorübergehender Verschluß schädigt die Sekretion für lange Zeit.

Aber dieses Moment allein genügt noch nicht. Damit selbst bei genügender Stromschnelle des Blutes überhaupt Sekretion zu stande kommt, dazu bedarf es nach Munk noch der Anwesenheit kleiner Mengen solcher Substanzen, die durch den normalen Harn zur Ausscheidung gelangen, der sog. „harnfähigen" Stoffe, wie Harnstoff, harnsaure Salze, Chloride, Phosphate, Sulfate, welche die Nierenzellen zur Tätigkeit anspornen; es sind dies die vom Stoffwechsel herrührenden Endprodukte des Eiweißabbaues und die überschüssigen Salze der Nahrung und der Gewebe. Ist infolge starken Absinkens des Blutdruckes die Harnabscheidung ausserordentlich spärlich geworden, so kann durch gewisse, dem Blute einverleibte Stoffe die Harnabsonderung wieder gesteigert werden; solche harntreibenden Stoffe, „Diuretika", sind, außer Wasser, Kochsalz, Harnstoff, noch Salpeter, Zucker, Koffeïn. Da die durch diese Mittel bewirkte Steigerung des Blutdruckes und der Blutgeschwindigkeit nach Munk's, durch Gottlieb und Magnus bestätigten und erweiterten Befunden nur vorübergehend oder sehr gering ist, muß man die viel länger währende, harntreibende Wirkung als durch Reizung der Nierenzellen selbst bedingt ansehen.

Danach ergibt sich folgende Auffassung des Sekretionsvorganges, als die wahrscheinlichste: Wasser und ein Teil der Harnsalze (Kochsalz u. a.) werden der Hauptsache nach durch Filtration (Transsudation) aus den Gefäßknäueln abgeschieden, dagegen die spezifischen Harnbestandteile (Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure u. a.) nebst einem anderen Teil der Harnsalze (Kochsalz, Phosphate, Sulfate) durch aktive Tätigkeit der Epithelien, vornehmlich derjenigen in den gewundenen Harnkanälchen; da diese Stoffe nur in gelöstem Zustande abgegeben werden können, muß auch ein Teil des Wassers durch die genannten Epithelien austreten. Zur Tätigkeit werden die Nierenzellen indes erst angeregt, wenn der Gehalt des Blutes an „harnfähigen Substanzen" eine gewisse Höhe erreicht; und der Grad ihrer Tätigkeit wird einmal durch die Blutgeschwindigkeit in den Nierenkapillaren und dann durch den Gehalt des Blutes an Wasser bestimmt. Möglich, daß, wie Ribbert besonders nachzuweisen versucht hat, während

des weiteren Verlaufes durch die Henle'schen Schleifen und die Sammelröhren im Sinne der Ludwig'schen Anschauung (S. 255) der Harn durch Wasserentziehung eingedickt wird. Doch steht dem vorläufig die Tatsache (Filehne) entgegen, daß nach reichlichem Wassergenuß ein vermehrter salzärmerer Harn abgeschieden wird.

Außer der Hippursäure (und vielleicht den Harnfarbstoffen) wird wohl keiner der spezifischen Harnbestandteile in den Nieren gebildet, vielmehr werden Harnstoff, Harnsäure u. a. den Nieren schon fertig mit dem Blute zugeführt und von diesen nur aus dem Körper eliminiert, wie unzweifelhaft daraus hervorgeht, daß nach Exstirpation der Nieren, „Nephrektomie“, sich jene Stoffe und die Harnsalze, insbesondere die Kalisalze im Blute anhäufen und dann zu schweren Störungen, ja sogar zum Tode führen können. Man nennt diesen Zustand der Ueberladung des Blutes mit Harnbestandteilen: Urämie.

Wie schon oben (S. 254) angedeutet, ist in den Nieren für eine möglichst reichliche Blutdurchströmung im weitesten Umfange gesorgt. Die Nierenarterie ist mindestens noch einmal so weit, als dies sonst, verglichen mit anderen Organen, der Fall ist. Jeder flotteren Sekretion geht voran und läuft parallel eine beträchtliche Erweiterung der arteriellen Gefäße. Während starker Betätigung der Nierenabsonderung hat Cl. Bernard das Blut der Nierenvene hellrot werden, also die Geschwindigkeit der Blutströmung so erheblich ansteigen sehen, daß der Sauerstoffgehalt des Blutes während des Durchganges durch das Organ nur wenig vermindert erschien. Insbesondere sind es harntreibende Stoffe (S. 257), welche die Blutströmung so beschleunigen, daß das Nierenvenenblut noch fast arteriell erscheint. Nach Tigerstedt's Versuchen und Berechnungen geht durch die flott sezernierende Niere in der Minute höchst wahrscheinlich eine dem Nierengewicht gleiche Blutmenge, d. h. rund 10mal so viel als durch andere tätige Organe (Muskel oder Drüse).

Fortbewegung und Austreibung des Harns. Der in die Müller'schen Kapseln und in die Anfänge der gewundenen Harnkanälchen hineingepreßte Harn wird durch die vis a tergo des ständig nachrückenden Sekrets vorwärts bewegt, durchsetzt die Henle'schen Schleifen, gelangt in die Sammelröhren und an der Ausmündung dieser auf der Nierenpapille in das Nierenbecken und weiter in den Ureter. Bei aufrechter Stellung, wie beim Menschen, fließt der Harn durch die Schwere den Harnleiter herab. Jeder in den Ureter gelangende Harntropfen wirkt als Reiz, der seinerseits eine peristaltische Kontraktion der in der mittleren Schicht des Harnleiters verlaufenden (inneren longitudinalen, äußeren zirkulären) glatten Muskelfasern auslöst. Am freigelegten Ureter sieht man (bei Hund, Katze und Kaninchen) die peristaltischen Wellen 6 bis 12 mal in der Minute, nach Engelmann mit einer mittleren Geschwindigkeit von 25 mm in der Sekunde, vom Nierenbecken nach

der Blase hinunterlaufen. Wenn die Welle vor der Blaseneinmündung anlangt, wird der Ureterinhalt in die Blase ausgespritzt, „Ureterenspritzen". In der Blase kann der Harn, die Blasenwandung ausdehnend, sich so lange ansammeln, bis der nervösen Einflüssen unterworfene Schließmuskel (sphincter vesicae) erschlafft. Der Rücktritt des Harnes aus der Blase in die Ureteren ist durch die schiefe Einpflanzung der letzteren in die Blasenwand verhindert, sodaß, gleichwie bei der Einmündung des Duct. choledochus und pancreaticus in den Dünndarm (S. 161), bei starkem Druck von innen her, von der Blase aus oder bei Kontraktion des Detrusor die Harnleitermündungen komprimiert und verschlossen werden. Nach Mosso stellt sich jedesmal das Bedürfnis zur Harnentleerung ein, sobald die Füllung der Blase einen Druck von 18 bis 20 cm Wasserhöhe erreicht; bei 35 cm Flüssigkeitsdruck begann der Blasenschluß nachzulassen. Der Detrusor urinae, der in Längszügen vom Blasenscheitel gegen die Urethralöffnung hinunterläuft, verengt bei seiner Zusammenziehung die Blase, unter Umständen bis zum vollständigen Schwinden ihrer Lichtung, und treibt, beim Nachlassen des Sphinkterschlusses, den Harn in die Harnröhre, aus der er unter dem Druck des Detrusor im bogenförmigen Strahl ausgetrieben wird. Am Schluß jeder Harnentleerung werden die letzten Portionen stoßweise aus der Harnröhre entleert und zwar durch rhythmische Kontraktionen der Mm. bulbocavernosi, welche die Wurzel der Harnröhre dabei komprimieren. Die Entleerung der Harnblase kann, abgesehen vom Detrusor, noch durch die Bauchpresse (S. 111), also die gleichzeitige Zusammenziehung von Zwerchfell und Bauchmuskeln auf das kräftigste unterstützt werden. In wie weit und in welcher Weise hierbei nervöse Einflüsse eingreifen, und wie überhaupt die Harnentleerung, sei sie beabsichtigt oder nicht, zu stande kommt, wird uns bei den Verrichtungen des Rückenmarks beschäftigen.

Schweiß.

Auf die Oberfläche der Haut wird in außerordentlich wechselnder Menge, bald nur ganz spärlich und kaum für das bloße Auge sichtbar, bald sehr reichlich ein tropfbar flüssiges Sekret ausgeschieden, das Produkt der Schweißdrüsen.

Schon Malpighi (1661) bekannt und dann wieder vergessen, sind die Schweißdrüsen von Breschet und Purkinje beim Menschen und von Gurlt (1835) bei verschiedenen Haussäugetieren wiederentdeckt worden. In einfachster Form als kleine ovale Säckchen finden sie sich beim Rinde; beim Menschen, Pferde sowie in der nackten Haut an der Sohlenfläche der Zehen von Hund und Katze, in der Rüsselscheibe vom Schwein in langen, zu wirren Knäueln gewundenen Schläuchen. Die größeren Knäueldrüsen (glandulae glomiformes) besitzen meist zwischen Membrana propria und den Drüsenzellen eine Schicht längsverlaufender glatter Muskelfasern. Der einfache, niemals verzweigte, knäuelförmig gewundene oder nur geschlängelte (Katze, Schaf,

Rind) tubulöse Drüsenkörper liegt im subkutanen Fettgewebe der Haut; der die Kutis und das Malpighi'sche Schleimnetz durchsetzende Ausführungsgang der Drüse verläuft nach oben in korkzieherförmigen Windungen und diese haben die Bedeutung, daß bei der Spannung der leicht gefalteten Haut der Ausführungsgang gerade gerichtet wird, ohne daß sein Lumen durch den stärkeren Druck oder Zug verschlossen wird. Die vollsaftigen Zellen des Malpighi'schen Schleimnetzes setzen sich unmittelbar in die der Membrana propria aufsitzenden Sekretionzellen der Schweißdrüsen fort; in die Hornschicht der Haut ist das Schweißkanälchen ohne Membrana propria eingegraben. Bei den sehr großen Schweißdrüsen der Achselhöhle gehen die Ausführungsgänge mehrerer benachbarter Drüsen in einen gemeinsamen weiten Ausführungsgang über.

Beim Menschen kommt das Schwitzvermögen der ganzen Haut zu, als Prädilektionstellen sind zu nennen: die Gesichtshaut, insbesondere die Stirn, die Hohlhand, Fußsohle und Achselhöhle; beim Affen ebenfalls Vola und Planta, in weit geringerem Grade der Nasenrücken. Es schwitzt ferner stark das Pferd und das Schaf, erheblich weniger das Rind, gar nicht Ziegen, Kaninchen, Ratten, Mäuse. Fast gar nicht, nur in den Sohlenballen schwitzen die Carnivoren, z. B. Hund und Katze; das günstigste Feld für die Beobachtung und das Studium der Schweißabsonderung bietet die unbehaarte Sohlenfläche der Katze. Schweine schwitzen zumeist an der Rüsselscheibe.

Ueber die Verbreitung der Schweißdrüsen auf der Haut des Menschen hat Krause (1844) wertvolle Beobachtungen gesammelt; danach kommen auf 1 qcm Haut (in runden Zahlen) an der

Stirn		140	Schweißdrüsen,
Wangen		60	„
Brust, Bauch, Vorderarm		225	„
Nacken, Rücken, Gesäß		50	„
Oberschenkel, Unterschenkel		55—70	„
Hand	Vola	310	„
	Rücken	170	„
Fuß	Planta	300	„
	Rücken	100	„

Danach berechnet Krause für die gesamte Körperoberfläche von $1^2/_3$ qm rund $2^1/_3$ Millionen Schweißdrüsen. In der Achselhöhle stehen die Schweißdrüsen dichter als sonst wo auf der Haut, nur sind sie hier wegen der Verbindung ihrer Ausführungsgänge mit einander schwerer zu zählen.

Der Schweiß ist eine klare, farblose Flüssigkeit von eigentümlichem, mehr oder weniger scharfem ranzigen Geruch und deutlich salzigem Geschmack, spez. Gew. 1003—1005. Von morphotischen Bestandteilen enthält er nur Epithelien und Epidermisschuppen. Seine Reaktion ist beim Menschen meist sauer, beim Pferde und bei der Katze hat Luchsinger sie meist alkalisch gefunden, und da auch bei anderen Säugetieren, zuweilen auch beim Menschen, wenn sie andauernd schwitzen, insbesondere die später

entleerten Schweißportionen neutral bis alkalisch reagieren, muß es zunächst noch dahingestellt bleiben, ob nicht auch beim Menschen die saure Reaktion auf eine faulige Gärung und Zersetzung des Schweißes zurückzuführen ist, die durch einen, wahrscheinlich aus der Luft auf die Hautoberfläche gelangten und dort haftenden Fermentorganismus eingeleitet wird. Die saure Reaktion rührt von freien flüchtigen Fettsäuren her; es ist übrigens auch möglich, daß die Fettsäuren von der Zersetzung des dem Schweiß beigemengten Hauttalges (S. 262) herrühren.

Der Schweiß ist eines der wasserreichsten Drüsensekrete; er enthält nur $^1/_2$—$1^1/_2$ p. M. feste Stoffe, von denen $^1/_2$—$^2/_3$ aus anorganischen Salzen, hauptsächlich Chlornatrium, bestehen. Daneben finden sich phosphorsaure Erdalkalien und Eisenoxyd. Unter den organischen Bestandteilen sind nachgewiesen: Harnstoff, der infolge seiner durch Fermente leicht erfolgenden Umwandlung in Ammoniumkarbonat (S. 236) die Ursache der im Schweiß häufig gefundenen Ammonsalze abgibt, ferner flüchtige Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, auch Buttersäure, Propionsäure, manchmal Capron- und Caprylsäure, endlich Cholesterin und Spuren von Neutralfett. Von den flüchtigen Fettsäuren rührt der eigentümlich stinkende Geruch der Schweiße, insbesondere der Fußschweiße her. Zuweilen sollen auch Spuren von Albumin im Schweiß vorkommen, besonders reichlich nach Leclerc im Schweiß der Pferde, so daß bei starkem Schwitzen 3—8, ja sogar 10 g Eiweiß pro Tag durch den Schweiß abgeschieden werden können.

Der menschliche Schweiß soll ferner Kreatinin, aromatische Oxysäuren, Aetherschwefelsäuren von Phenol und Skatoxyl enthalten. Arloing hat dem Schweiß auch toxische Eigenschaften zugeschrieben, weil intravenöse Injektion desselben, auch wenn er sterilisiert war, beim Hund tötlich wirkt. Nach Muskelanstrengung soll die Giftigkeit verstärkt sein.

Die Absonderungsgröße des Schweißes bei verschiedenen Menschen oder Tieren, ja bei demselben Individuum unter verschiedenen äußeren Verhältnissen unterliegt weiten Schwankungen, abhängig von der Beschaffenheit der Luft, ihrer Temperatur, ihrem Feuchtigkeitsgrade etc. Alle diejenigen Momente, welche den Blutreichtum der Haut vermehren, steigern ceteris paribus auch die Schweißabsonderung, und wenn mehr Wasser, als in der Zeiteinheit von der Haut abdunsten kann, von den Schweißdrüsen auf die Oberfläche der Haut ergossen wird, sammelt es sich in tropfbar flüssiger Form an. Solche Momente bilden körperliche Anstrengungen und lebhafte Bewegungen, warme Bäder, reichliche Aufnahme heißer spirituöser und saurer Getränke, Reiben und Bürsten der Haut, warme Kleidung u. s. f. Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so daß der auf die Hautoberfläche ergossene Schweiß nicht abdunsten kann, so entsteht ein lästiges, unbehagliches Gefühl, das Gefühl der „Schwüle“; bei warmer, trockener Luft kommt es schwerer zu sichtbarer Schweißansammlung, weil die trockene Luft entsprechend ihrer hohen Temperatur viel Wassergas auf-

nehmen kann (S. 79), und daher die Abdunstung des Hautwassers schnell und ziemlich vollständig erfolgt. Psychische Affekte: Angst, Zorn, Freude erhöhen die Schweißbildung, ebenso gewisse Gifte (bes. das Pilokarpin). Zwischen Nieren- und Hautabsonderung besteht ein eigentümlicher Antagonismus (S. 251): der Schweiß ist reichlicher bei sparsamer Harnabsonderung; ist dagegen die Wasserausscheidung durch die Nieren vermehrt, so erfolgt eine sparsamere Schweißbildung. Bei fast unterdrückter Harnabsonderung, wie sie zuweilen bei Nierenkrankheiten und in der Cholera zu beobachten ist, werden die sonst durch die Nieren ausgeschiedenen festen Stoffe mehr oder weniger mit dem Schweiß aus dem Körper herausgeschafft, der dadurch so reich an festen Stoffen wird, daß beim Verdunsten des Schweißwassers auf der Hautoberfläche Harnstoff auskristallisiert. Infolge aller der erwähnten Momente ist die Bestimmung der täglichen Sekretionsgröße um so weniger angängig, als Wasser auch ohne Schweißbildung, auf dem Wege der Perspiration (S. 104) von der Haut abdunstet. Die Ausgabe an festen Stoffen durch den Schweiß fällt für gewöhnlich wenig ins Gewicht. Bei starker Muskelarbeit des Menschen kann nach Argutinsky mit dem Schweiß Harnstoff = $^1/_{70}$—$^1/_{21}$ des Harnstoffs im Harn austreten.

An der Nase und Oberlippe der Wiederkäuer, des Hundes und der Katze findet sich eine in vielen Beziehungen der Schweißsekretion verwandte Absonderung, deren Quelle ein massiges Lager traubiger Drüsen, der sog. Flotzmauldrüsen ist. Das alkalische Sekret ist wasserklar, nicht fadenziehend, bald schwach, bald stark alkalisch.

Die Beziehungen des Nervensystems zur Schweißsekretion wird die spezielle Nervenphysiologie darlegen.

Hauttalg und Epidermoïdalabschuppung. Außer dem Schweiß wird auf die Oberfläche der Haut noch in geringer Menge ein anderes Sekret ergossen, der Hauttalg (Sebum cutaneum), der von den Talgdrüsen, alveolären Drüsen von deutlich lappiger Gestalt, abgesondert, eine ölige, halbflüssige Masse bildet, die, sei es schon in den Ausführungsgängen der Drüsen oder erst auf der Hautoberfläche, zu einem weißen, schmierigen Talg erstarrt. Die Talgdrüsen sitzen, meist 2 an Zahl, dem Haarbalg seitlich an, so daß der Ausführungsgang der Drüsenacini in den Haarbalg mündet; nur selten, wie an der haarlosen Vorhaut und Eichel und an den kleinen Schamlippen, münden die Talgdrüsen frei auf der Oberfläche aus. Glatte Muskelbündel, Mm. arrectores pili, die vom Haarbalg, die Talgdrüse umfassend, in schräger Richtung nach dem oberen Teil des Corium, dicht an der Epidermisgrenze, ziehen, können bei ihrer Kontraktion, außer der Aufrichtung des Haares, den Talgdrüseninhalt auspressen. Man findet in der Peripherie jedes Drüsensäckchens große polygonale Zellen mit runden Kernen und feinkörnigem Protoplasma, die in dem Maße verfetten, als sie nach dem Lumen der Drüse vorrücken, um hier zu Grunde zu gehen. Von einer Absonderung ist, streng genommen, bei den Talgdrüsen

nicht die Rede: Wucherung des Drüsenepithels und fortschreitende Verfettung der Zellen ist das Wesentliche des Vorganges. Dementsprechend findet man im Hauttalg außer einem kaseïnähnlichen Stoff und Albumin vor allem Fett, teils in Zellen, teils frei vermengt mit Epidermisplättchen und, wenn das Sekret längere Zeit in der Drüse zurückgehalten und eingedickt ist, Cholesterinkristalle (S. 166).

Das Sekret der in den Lidknorpel eingebetteten Meibom'schen Drüsen, deren Ausführungsgang auf den freien Augenlidrand ausmündet, ist in seiner chemischen Zusammensetzung wohl dem Hauttalg an die Seite zu stellen.

Verwandt mit dem Hauttalg ist das Ohrenschmalz (Cerumen). Dasselbe ist ein Gemenge des Sekrets der knäuelförmig gewundenen tubulösen Ohrenschmalzdrüsen (Gland. ceruminosae), sowie (in Nachbarschaft von feinen Haaren) von Hauttalgdrüsen des knorpligen Teils des äußeren Gehörgangs. Die mikroskopische Untersuchung der gelben eigentümlich riechenden schmierigen Masse zeigt Talgdrüsenzellen, freies Fett und zuweilen Cholesterinkristalle. Ferner enthält das Ohrenschmalz einen Eiweißkörper, von Fetten: Olein und Palmitin, einen gelben bitterschmeckenden Stoff und anorganische Salze.

Die Wolle der Schafe (Rohschur) enthält ein saures (fettsaures) Kalisalz in größeren Mengen, ferner nach E. Schulze ein sog. Cholesterinfett, in dem die Fettsäuren, statt an Glyzerin, an Cholesterin gebunden sind. Dieses Fett, mit Wasser mischbar und „Lanolin“ genannt, findet sich nach Liebreich auch in allen hornstoffhaltigen Geweben (Haut, Haare, Feder, Huf, Horn, Stachel), nach Hürthle auch im Blutplasma.

Ueber die Ausscheidungsgröße des Hauttalgs und der ihm verwandten Sekrete läßt sich Sicheres nicht angeben. Der verschiedenartige Glanz der Haare und der Oberhaut bei den verschiedenen Tieren und selbst bei verschiedenen Individuen derselben Tierklasse zeigt, daß die Sekretionsgröße dieser Drüsen, die durch Wärme befördert wird, außerordentlich variiert. Am stärksten scheint sie bei den Negern entwickelt zu sein, die eine weiche, fettige Oberhaut haben; hier sind in der Tat die Talgdrüsen so mächtig entwickelt, daß sie den Haarknopf zwischen sich fassen und tief in den Panniculus hineinragen. Nur so viel läßt sich mit Sicherheit aussagen, daß dieser Ausgabeposten gegenüber den anderweitigen Ausscheidungen des tierischen Körpers kaum in Betracht kommt. So gering auch diese Sekretionsgröße sein mag, so ist doch der Hauttalg selbst für die Tiere von großer physiologischer Bedeutung. Es werden durch den Hauttalg die Haare und die Hautoberfläche eingeölt, mit einer dünnen Fettschicht überzogen, dadurch geschmeidig gemacht und sowohl gegen die Einwirkung des Schweißes als wässriger Flüssigkeiten überhaupt geschützt, indem das Wasser in einen mit einer feinen Fettschicht überzogenen Körper nicht eindringen kann. Infolge dessen wird ihr Pelz zwar benäßt, aber nicht durchnäßt. Das Regenwasser, das in den Pelz eindringt, läuft von den mit Talg überzogenen Haaren und der Haut herunter, und so bildet der Hauttalg ein wesentliches Schutzmittel gegen Durchnässung

und die dadurch bedingte Abkühlung der Hautoberfläche, die, wenn sie einen gewissen Grad übersteigt, für die Gesundheit der Tiere nachteilig wird. In gleicher Weise hält die Befettung der unteren Lidränder mit dem Sekret der Meibom'schen Drüsen die Tränen bis zu einem gewissen Grade zurück, wirkt stauend.

Die Epidermoïdalgebilde der Haut, die Oberhaut, Haare, Wolle, Federn, Nägel, Klauen, Hufe und Hörner werden an ihrer Oberfläche allmählich, mehr oder weniger schnell, abgenutzt; an ihnen erleidet also der Organismus einen beständigen, seiner Größe nach wechselnden Verlust. Alle diese Gebilde bestehen aus Hornstoff oder Keratin; die eiweißhaltigen Zellen der Cutis werden, je mehr sie nach der Oberfläche zu vorrücken, trübe undurchsichtig, sie verhornen und sind in diesem Zustande durch Essigsäure nicht mehr aufhellbar. Die Zellen verlieren ihre Fülle und Rundung und werden zuletzt zu trockenen spröden Blättchen, die mit den Nachbarzellen zu einer Hornschicht verschmelzen, an der keine Neubildung, sondern nur noch mechanische Abnützung durch Abreiben, Abfallen oder Verwittern beobachtet wird. Exner betont die wichtige Rolle, die z. B. das Kopfhaar vermöge seiner großen Oberfläche und seiner schlechten Wärmeleitfähigkeit als Schutz gegen die Bestrahlung durch die Sonne spielt.

Der Hornstoff, Keratin, ein Albuminoid (S. 15), enthält C, H, O, N, S (letzteren zu 2—5 pCt.). In kaltem Wasser, Alkohol und Aether unlöslich, in heißem Wasser etwas aufquellend, erweicht er in verdünnten Alkalien. Kaustische fixe Alkalien lösen ihn unter Entwicklung von Ammoniak auf, diese Lösung trübt sich auf Zusatz von Säuren im Ueberschuß, selbst schon Essigsäure, und dabei entbindet sich Schwefelwasserstoff. Dementsprechend quellen auch die oberflächlichsten vertrockneten Epidermiszellen in warmem Wasser oder in Wasserdampf auf, erweichen und können in diesem Zustande durch Reiben leicht entfernt werden (Wirkung warmer Bäder). Noch schneller erweichen sie in Alkalilösungen, weshalb man sich zum Waschen der Seifen (auch der Soda oder Pottasche) bedient.

Horn, Nägel, Klauen, Wolle fallen aus oder werden auf künstlichem Wege entfernt, die Geweihe werden abgeworfen, Haare und Federn fallen, nachdem sich der Zusammenhang des Schaftes mit der Wurzel gelockert, meist im ganzen aus. Auch die Größe dieser epidermoïdalen Abschuppung ist schwer festzustellen. Für einen Hund von 30 kg beträgt nach C. Voit der tägliche Verlust durch Haar- und Hautabschuppung 1—2 g (mit knapp 0·1 g Stickstoff). Die Produktion von Hornsubstanz im Haupthaar beträgt nach Benecke etwa 40 mg pro Tag, an den Finger- und Fußnägeln nach Moleschott 5—9 mg, uud zwar im Sommer mehr als im Winter.

Bei Ochsen fand sich ein täglicher Haarverlust, je nach der Jahreszeit von 2—20 g schwankend, beim Pferde von 5—6 g. Bei Schafen gestaltet sich die Wollproduktion derart, daß durch die Schur alljährlich 1—2 kg gewonnen werden, wovon, je nach dem Gehalte an Wollschweiß, nur $^1/_4$—$^1/_2$ auf wirkliches Haar trifft. In den Haaren und Federn sind von anorganischen Salzen

vorherrschend Calcium- und Magnesiumphosphat, Kieselerde und Eisenoxyd enthalten, sodaß mit den Haaren der Organismus auch an diesen Salzen einen kleinen Verlust erleidet.

Schleim. Die Oberfläche jeder Schleimhaut ist mit einer wechselnden Menge eines zähen fadenziehenden Sekretes, des sogen. Schleims bedeckt. Schleim wird von allen Schleimhäuten sezerniert, und zwar sowohl von den eigentlichen Schleimhäuten, d. h. denjenigen, welche mit Schleimdrüsen besetzt sind (Nasen-, Kehlkopf-, Luftröhren- und Bronchialschleimhaut, die Schleimhaut des ganzen Darmtraktus und des Tractus urogenitalis), als von den drüsenlosen Schleimhäuten (Kiefer-, Stirnbein-, Trommel- und Keilbeinhöhlen), als endlich von den serösen Säcken der Gelenkhöhlen. Der Schleim ist geruch- und geschmacklos, von alkalischer Reaktion; er zeigt ein wechselndes Aussehen: bald ist er glasartig und durchsichtig, bald trübe oder undurchsichtig, und zwar dies um so mehr, je reichlicher morphotische Elemente darin suspendiert sind. Von solchen Formelementen finden sich darin: Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhäute, ferner Schleimkörperchen, den weißen Blutzellen ähnliche granulierte Zellen mit 3—5 Kernen, endlich freie Zellkerne und (dem Schleim des Tractus respiratorius eigentümlich:) mit schwarzem Pigment (S. 89) erfüllte Zellen. Die chemischen Bestandteile sind: Wasser, Mucin, eine Spur Fett und Extraktivstoffe, ferner etwas Albumin, dieses nicht konstant; von anorganischen Salzen überwiegend Kochsalz, dann phosphorsaure Alkalien und Erden und eine Spur von Eisenoxyd. Wasser ist im Schleim zu 88—95 pCt. enthalten, Mucin zu 2—8 pCt. Vom chemischen Verhalten des Mucins, das vermöge seiner Eigenschaft, im Wasser stark aufzuquellen, dem Schleim seine eigentümliche Konsistenz verleiht, war schon oben (S. 136) die Rede. In erster Linie wird das Mucin von den Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhäute (oberflächliches Magenepithel, becherähnliche Zellen in den Lieberkühn'schen Drüsen, besonders des Dick- und des Mastdarms, Drüsenepithel des Gebärmutterhalses) gebildet, indem das Eiweiß ihres Protoplasmas eine schleimige Umwandlung eingeht, wie sich dies nach Heidenhain's Fund besonders schön an den Zellen der Schleimdrüsen, der Submaxillar- und Orbitaldrüsen des Hundes verfolgen läßt (S. 139). Die physiologische Bedeutung des Schleims besteht wohl hauptsächlich darin, einen mechanisch und chemisch schützenden Ueberzug abzugeben. Bei niederen Tieren und bei einzelligen Organismen dient der zarte schleimige Ueberzug der Oberfläche einerseits zum Festhaften, andrerseits zum Festhalten anschwimmender kleiner Partikel und Kleinlebewesen, die dann als Nahrung in den Zellleib hineingezogen werden. Im übrigen scheint er ein Auswurfsprodukt, ein Exkret zu sein. Von dem mit den Verdauungsäften (Speichel, Galle, Darmsaft) in den Darm ergossenen Schleim verläßt ein nicht unbeträchtlicher Teil den Körper mit dem Kot (S. 189). Ebenso ist der Schleim des Respirationstraktes (inkl. Nase) wohl ausschließlich ein Auswurfsprodukt.

Tränenflüssigkeit. Alle Säugetiere, mit Ausnahme der Cetaceen, besitzen in jeder Augenhöhle eine oder zwei Tränendrüsen, die, tief im periorbitalen Fettgewebe versteckt, mittels ihrer die Konjunktiva durchbohrenden Ausführungsgänge ihr Sekret, die Tränenflüssigkeit, über die vordere Fläche des Augapfels ergießen. Die Bedeutung der Flüssigkeit als Schutzmittel zur Verhütung des Eintrocknens und Trübewerdens der Hornhaut, sowie die Bedingungen

für die Sekretion sollen später besprochen werden. Die zu den Eiweißdrüsen gehörigen Tränendrüsen schließen sich, ihrem feineren Bau nach, dem der Parotis an, und wie an dieser (S. 139), so zeigen auch an jenen nach dem Fund von Reichel die Zellen nach anhaltender Tätigkeit morphologische Veränderungen. Während die Drüsenzellen im Ruhezustande nur mäßig getrübt erscheinen, glatte oder unregelmäßig zackige Kerne zeigen, sind sie nach längerer Absonderung im ganzen verkleinert, sehr stark getrübt, ihre Kerne rund. Die Tränenflüssigkeit ist dünnflüssig, klar und farblos, von alkalischer Reaktion, schwach salzigem Geschmack und enthält 98—99 pCt. Wasser, also nur 1—2 pCt. feste Bestandteile. Von organischen Stoffen findet sich etwas Albumin und Schleim, Spuren von Fett; unter den anorganischen Salzen Kochsalz, das die Hauptmenge (bis 1·3%) bildet, und wenig Alkali- und Erdphosphat. Von morphotischen Elementen enthält die Tränenflüssigkeit spärliche Schleimkörperchen und losgestoßene Epithelzellen der Augenbindehaut. Die Tränen scheinen in winziger Menge beständig abgesondert zu werden, nach Magaard und Gad alle 20 Minuten 1 Tropfen; für gewöhnlich ist die Bildung der Tränen so gering, daß sie, nachdem sie sich über die Vorderfläche des Bulbus verbreitet haben, von den Tränenkanälchen aufgesogen nach der Nasenhöhle abfließen. Wird die Sekretion, insbesondere beim Menschen unter dem Einfluß des Nervensystems, wie wir sehen werden, so z. B. durch psychische Affekte, Schmerz, Freude etc. reichlicher, so genügen die engen Abzugskanälchen zur Entfernung des Sekrets nicht, vielmehr fließt es in Tropfen als „Tränen" über die Augenlider auf die Wangen über. Bei den übrigen Säugetieren wird wohl kaum je eine so starke Absonderung beobachtet, daß das Sekret in Form von Tränen über das Gesicht herabfließt.

Es erübrigen endlich noch zwei wichtige Drüsenflüssigkeiten, der Samen und die Milch; beide sind in Bezug auf die Erhaltung der Gattung resp. die Ernährung anderer Individuen Sekrete, und als solche von hervorragender Bedeutung. Vom Sekret der männlichen Geschlechtsdrüsen, der Samenflüssigkeit oder Sperma, und von der Eiabsonderung der weiblichen Tiere wird der letzte Abschnitt handeln. Die durch diese Sekrete bedingten stofflichen Verluste für den Körper können unter Umständen sehr erheblich sein.

Milch.

Einen weder stetigen noch in bestimmten Zeiträumen wiederkehrenden, sondern nur eine Zeit lang hindurch bestehenden Posten im Haushalte der weiblichen Säugetiere bildet die Milchsekretion. Schon gegen Ende jeder Schwangerschaft oder Trächtigkeit und eine geraume Zeit danach, 10—12 Monate und darüber, scheidet das Muttertier aus den an der vorderen Leibeswand gelegenen, in wechselnder Zahl zu 2—12 (bei Mensch, Affe, Elephant, Faultier 2, bei Wiederkäuern und Dickhäutern 2—4, bei Karnivoren und Nagern bis 10, bei der Sau zu 8—22, meist zu 12) vorkommenden und in die Brustwarze (Zitze) ausmündenden Drüsen-

komplexen, den Milchdrüsen oder Eutern, jenes Sekret aus, das in erster Linie zur Ernährung des kindlichen Organismus bestimmt ist; hiervon ist auch der Name der ganzen Tierklasse „Säugetiere" entlehnt.

Die Milch ist von weißer bis gelblichweißer Farbe, vollkommen undurchsichtig, geruchlos und von einem eigentümlich süßen Geschmack. Ihr spezifisches Gewicht schwankt zwischen 1·026 und 1·034. Frisch entleert zeigt die Frauen-, Kuh- und Ziegenmilch in der Regel gegen Lackmus eine amphotere (rötet blaues Lackmuspapier, bläut rotes), die der Fleischfresser, wie es scheint, meistens eine schwach saure Reaktion. Läßt man die Milch einige Zeit stehen, so steigt sehr bald eine gelbliche Schicht, der Rahm, an die Oberfläche. Beim längeren Stehen an der Luft wird die Milch allmählich schwach sauer; dabei behält sie aber ihre flüssige Beschaffenheit. Je länger nun die Milch an der Luft und insbesondere bei höherer Temperatur steht, desto mehr nimmt die saure Reaktion zu, und bei einem gewissen Grade der Acidität wird die Milch zuerst dickflüssig, weiterhin gerinnt sie zu einer Gallerte, „Säuregerinnung" (s. S. 269).

Zunächst enthält die Milch Wasser und zwar bei den verschiedenen Tieren zwischen 82 und 92 pCt. schwankend; es sind also darin 8—18 pCt. feste Stoffe. Unter letzteren finden sich organische und anorganische und zwar unter den organischen die Vertreter der drei hauptsächlichsten Nährstoffe: Eiweiß, Fett und Kohlehydrate.

Unter den Eiweißkörpern, die zu 1—5 pCt. in der Milch enthalten sind, findet sich vorwiegend das P-haltige Kaseïn, ein Nukleoalbumin (S. 14), bisher nur in der Milch nachgewiesen, das sauer reagierend und aus Karbonaten CO_2 austreibend, nur durch die alkalischen Salze der Milch als Kalksalz (Kaseïncalcium) in Lösung gehalten wird; durch Erhitzen koaguliert es nicht, fällt aber auf vorsichtigen Zusatz von sehr verdünnter Säure (1 proz. Essig-, 0·1 proz. Salzsäure) flockig aus, vollständig erst in der auf das 5—20fache verdünnten Kuhmilch. Aus der Frauenmilch wird das Kaseïn so nur teilweise niedergeschlagen, vollständig erst durch Sättigen mit Magnesiumsulfat. In geringer Menge kann man ein in der Hitze gerinnbares Albumin, „Laktalbumin" (nach Sebelien auch etwas Globulin, „Laktoglobulin") nachweisen. Filtriert man Milch unter Druck durch Tonzylinder oder frische tierische Häute, so wird das Kaseïn (und das Laktoglobulin) zurückgehalten, während das Laktalbumin hindurchgeht, das im Filtrat durch Erhitzen niedergeschlagen werden kann.

Das Fett ist in der Milch in emulgierter Form (S. 174) enthalten und zwar in Form der sog. Milchkügelchen. Unter dem Mikroskope sieht man dichtgedrängt feine und feinste Fettkügelchen, in der Kuhmilch von 0·002—0·01 mm, in der menschlichen Milch von 0·002—0·005 mm Durchmesser. Aber selbst die feinsten

Fetttröpfchen der Milch sind viel größer als die staubförmig feinen Fettteilchen des Chylus (S. 217).

Die Emulgierung des Fettes bedingt, neben den spärlichen, in der Milch gelösten Seifen (S. 174), hauptsächlich das Kaseïn: durch Tonzellen filtrierte kaseïnfreie Milch vermag kaum noch Butter oder Oel zu emulgieren. Wie jede kleine Fettkugel bei der künstlichen, mit Gummi hergestellten Emulsion von einer sehr dünnen Schicht der Gummilösung umgeben ist, die an der Oberfläche des Fetttropfens durch Molekularattraktion, sog. Oberflächenspannung haftet, so bewirkt in der Milch das Kaseïn die Emulgierung durch Bildung einer (nicht geronnenen) Oberflächenschicht um die Fetttropfen. Alle chemischen und mechanischen Einwirkungen auf die Milch, die Zusammenfließen der Fetttropfen (Vorgang bei der Butterbereitung) oder leichtere Löslichkeit derselben in Aether (Zusatz von Alkalien) bedingen, bewirken dies durch Zerstörung jener Hülle von Kaseïnlösung. In den ersten Tagen der Milchsekretion, unmittelbar nach der Geburt oder dem Wurf finden sich reichlich in der Milch große runde maulbeerförmige Körperchen, die Kolostrumkörperchen, aus einer Anzahl kleinerer und größerer Fetttröpfchen bestehend, die durch ein hyalines, in Essigsäure oder Alkalien quellendes Bindemittel zusammengehalten werden; sie sind meistens noch kernhaltig und amöboider Bewegung fähig; die Körperchen verschwinden beim Menschen ungefähr 5 Tage nach der Geburt. Unterbleibt das Säugegeschäft, so lassen sie sich nachweisen, so lange die Drüse überhaupt sezerniert.

Die Milchkügelchen sind in der Milch nur suspendiert; läßt man daher die Milch ruhig stehen, so steigen, wie in jeder künstlich hergestellten Emulsion, vermöge der geringen Dichte des Fettes die Milchkügelchen an die Oberfläche und bilden hier, je nach dem Fettgehalt der Milch, eine mehr oder weniger dicke gelblichweiße Rahmschicht. Wird diese entfernt, so hat die zurückbleibende Milch einen erheblich geringeren Fettgehalt als die frisch entleerte. Diesen suspendierten Fetttröpfchen verdankt die Milch ihre Undurchsichtigkeit und vermöge der allseitigen Reflexion des Lichtes an den Oberflächen der Milchkügelchen ihre weiße Farbe. Verdünnt man Milch mit Wasser, so geht das gesättigte Weiß mehr und mehr in ein bläuliches Weiß über und schließlich wird die Milch durchsichtig, bei guter Kuhmilch etwa beim Verdünnen mit der 70 fachen Wassermenge. Entrahmte fettarme Milch hat daher eine bläulich weiße Farbe. Da die Fette leichter sind als Wasser (spez. Gewicht des Butterfettes = 0·94), muß die abgerahmte Milch ein höheres spez. Gewicht haben als die frische. Das spez. Gewicht der Milch erlaubt also keinen Schluß auf ihren Fettgehalt.

Die Fette der Milch sind wie alle tierischen Fette ein Gemenge von Olein, Palmitin, Stearin (S. 123), ferner von Kapronin, Butyrin und Myristin, den Triglyzeriden der flüchtigen Fettsäuren: Buttersäure $C_4H_8O_2$, Kapronsäure $C_6H_{12}O_2$ und Myristinsäure $C_{14}H_{28}O_2$; der Schmelzpunkt dieses Fettgemenges liegt zwischen 30° und 33° C. Die Frauenmilch enthält nach Lebedeff doppelt so viel Olein als Palmitin und Stearin, während in der Kuhmilch

sich beide zu fast gleichen Teilen finden, und zwar Olein zu $^2/_5$, Palmitin zu $^1/_3$ und Stearin zu $^1/_6$, endlich Butyrin, Kapronin und Myristin zusammen etwa zu $^1/_{12}$ des Fettgemenges. In der Frauen- und Hundemilch finden sich die Glyzeride der flüchtigen Fettsäuren nur in sehr geringer Menge, zu etwa $^1/_{100}$ des Gesamtfettes. Bei den verschiedenen Tieren schwankt der Fettgehalt der Milch zwischen $^1/_2$ und 6 pCt. Außer Neutralfett enthält fast jede Milch etwas Seife (fettsaures Natron) gelöst, ferner kleine Mengen von Lecithin, Cholesterin und ein gelbes Lipochrom.

Wird der Rahm, der fast nur aus dichtgedrängten Milchkügelchen besteht, kräftig mechanisch bearbeitet, „geschlagen", so werden die um jedes Milchkügelchen befindlichen Kaseïnhüllen zerrissen, und nun fließen die Fetttröpfchen zusammen und bilden eine gelbliche festweiche Masse, die Butter. Die Milch, die nach der Ausscheidung des Rahms verbleibt und Buttermilch heißt, enthält 9—10 pCt. feste Stoffe, darunter das gesamte Kaseïn, den Milchzucker und die Milchasche, von den Milchfetten etwa noch 1 pCt. und etwas Milchsäure. Um die Milchfette möglichst vollständig zu gewinnen, wird die Milch nach Lefeld zentrifugiert; die nach Entfernung des Fettes hinterbleibende Milch, die sog. süße Magermilch, enthält alle Bestandteile der Milch unverändert, abzüglich der Butterfette, von denen nur $^1/_2$ pCt. darin geblieben ist. Auch die Milchfette sind, wie die meisten Fette, von Cholesterin und P-haltigem Lecithin begleitet, dieses reichlicher in der Frauen- als in der Kuhmilch.

Von Kohlehydraten (S. 125) findet sich zu 4—6 pCt. der Milchzucker (Laktose) $C_{12}H_{22}O_{11}+H_2O$, ein Disascharid, der sich vom Traubenzucker (S. 125) durch seine schwerere Löslichkeit in Wasser und Alkohol, seine viel geringere Kristallisationsfähigkeit und seine Unfähigkeit, durch Hefe direkt zu vergären, unterscheidet. Unter dem Einfluß eines Fermentes, das in der Milch schon präformiert ist oder sich erst beim Stehen der Milch bildet, geht der Milchzucker durch Gärung in Milchsäure über. Diese Gärung wird, wie alle Fermentprozesse, durch höhere Temperatur begünstigt, verläuft daher im Sommer erheblich schneller als im Winter. Die so entstehende Milchsäure neutralisiert zunächst die alkalischen Salze der Milch, dann läßt sie die Reaktion der Milch sauer werden, und bei einem bestimmten Grade der Säuerung fällt das nur durch die alkalischen Salze der Milch in Lösung gehaltene Kaseïn aus, die Milch gerinnt, „Säuregerinnung". Indem die Gerinnung sich in allen Schichten der Flüssigkeit vollzieht, entsteht eine Gallerte, die dann sich mehr und mehr zusammenzieht und, wie bei der Blutgerinnung (S. 8), ein nur leicht opalisierendes Milchserum oder „Molke" auspreßt. Dieses enthält außer Wasser: Albumin nebst etwas Globulin, den Rest des Milchzuckers, freie Milchsäure, milchsaure Salze und die anorganischen Salze, vom Fett kaum mehr als Spuren. Das ausfallende Kaseïn reißt nämlich die mechanisch suspendierten Fettkügelchen nieder, es besteht also das Gerinnsel, der Quark, im wesentlichen aus Kaseïn + Fett.

Etwas anders verläuft die Gerinnung durch Enzyme, wie Lab (Chymosin). Im Gegensatz zum „Dickwerden" der sauer gewordenen Milch, bei der das Kaseïn einfach ausgefällt wird, geht die „Labgerinnung" auch bei neutraler oder schwach alkalischer Reaktion vor sich, und hierbei wird das Kaseïn umgewandelt (nach anderen gespalten in ein in der Hitze nicht gerinnendes „Laktoproteïn" und) in Parakaseïn. Dieses ist löslich, verbindet sich aber mit den vorhandenen löslichen Kalksalzen zu dem unlöslichen Parakaseïn oder Käsestoff. Die Kalksalze sind also, wie bei der Blutgerinnung (S. 27), von Bedeutung für die Enzym(Lab-)gerinnung, sodaß sie durch Entkalken der Milch durch Oxalate verhindert oder verzögert wird. Die Säuregerinnung(-fällung) wird aber durch Oxalate nicht beeinflußt. Das säuregefällte Kaseïn bildet keine so feste Masse wie der durch Labgerinnung gewonnene Käsestoff. Die Kaseïne verschiedener Tiere verhalten sich verschieden. Bei der Labgerinnung bleiben die Molken süß, da der ganze Milchzucker als solcher erhalten bleibt. Die süßen Molken sind also Milch ohne Kaseïn und Fett. Man unterscheidet davon die durch spontane Säurung der Milch oder durch Zusatz einer Säure (Weinsäure) abgeschiedenen sauren Molken.

Der Milchzucker ist an sich mit Hefe nicht gärungsfähig. Wenn Milch auf Zusatz von Hefe langsam alkoholische Gärung eingeht, so beruht dies nach E. Fischer darauf, daß ein in der Hefe vorhandenes Enzym, eine Laktase, den Milchzucker in Galaktose und Glukose spaltet, worauf diese durch die Hefe in Alkohol und Kohlensäure gespalten werden.

Nach Soxhlet enthält die Kuhmilch als normalen Bestandtheil Zitronensäure zu etwa 0·1 pCt., und zwar in Verbindung mit Kali oder Kalk; weniger davon enthält die Frauenmilch.

Von N-haltigen Extraktivstoffen sind Harnstoff, Kreatin, Kreatinin und Hypoxanthin (S. 239) nachgewiesen.

Unter den anorganischen Salzen der Milch (0·2—0·8 pCt.) überwiegt, ähnlich wie in den Blutkörperchen (S. 22) und Muskeln, Kali und Phosphorsäure über Natron und Chlor; die Salze bestehen hauptsächlich aus Kaliumphosphat, Calciumphosphat, Chlorkalium, geringen Mengen von Magnesiumphosphat und Spuren von Eisen. Es sind enthalten nach Bunge:

In 1000 Teilen	Kali	Natron	Kalk	Magnesia	Eisenoxyd	Phosphorsäure	Chlor
Frauenmilch . .	0·7	0·3	0·3	0·1	0·006	0·5	0·4
Kuhmilch . . .	1·8	1·1	1·6	0·2	0·004	2·0	1·7

In der Milch der Fleischfresser sind Kalium und Natrium etwa in äquivalentem Verhältnis vorhanden, in der Milch der Herbivoren kommt auf 5 T. Kali erst 1 T. Natron. Ferner enthält die Milch bis zu 7 pCt. CO_2.

Die Milch der verschiedenen Säugetiere enthält im Mittel einer Reihe von Analysen:

In 100 Teilen	Kuh- Milch	Ziegen- Milch	Schafs- Milch	Esels- Milch	Stuten- Milch	Schweine- Milch	Frauen- Milch
Wasser	87·4	87·3	84·0	92·5	90·0	82·4	90·2
Feste Stoffe	12·6	12·7	16·0	7·5	10·0	17·6	9·8
Kaseïn	2·9	3·0	} 5·3	} 1·7	} 1·9	} 6·1	} 1·5
Albumin	0·5	0·5					
Fett	3·7	3·9	5·4	0·4	1·1	6·4	3·1
Zucker	4·8	4·4	4·1	5·0	6·7	4·0	5·0
Salze	0·7	0·8	0·7	0·4	0·3	1·1	0·2

Am nächsten der Frauenmilch in Bezug auf Eiweiß- und Zuckergehalt steht die Eselsmilch, nur daß sie außerordentlich fettarm ist; die Frauenmilch ist nach den Bestimmungen von I. Munk, Heubner u. a. kaum halb so reich an Eiweiß, aber etwas reicher an Zucker als die Kuhmilch. Indem man die Kuhmilch mit der gleichen Menge Wasser verdünnt und Zucker zusetzt, kann man sie der Frauenmilch möglichst ähnlich machen: nur enthält sie dann zu wenig Fett (etwa $1^1/_4$ pCt. weniger), was durch entsprechenden Zusatz von Rahm (S. 267) ausgeglichen werden kann.

Die Frauenmilch unterscheidet sich von der Kuhmilch auch noch durch einen sehr geringen Gehalt an anorganischen Salzen, ferner durch kleinere Fettkügelchen (S. 267), endlich durch qualitative Differenzen in der Kaseïngerinnung. Hierbei bildet das Kuhkaseïn derbe Koagula, während das Frauenkaseïn feinflockig ausfällt. Auch wird das Frauenkaseïn vom Magensaft wie von künstlicher Verdauungsflüssigkeit (S. 146) leicht und fast vollständig gelöst, während vom Kuhkaseïn $^1/_4$ ungelöst zurückbleibt; bei der Magenverdauung wird, neben Albumose und Pepton, P-haltiges Nukleïn (S. 26) abgespalten und zum Teil, unter Freiwerden von Phosphorsäure, gelöst (S. 148). Das Kaseïn der Stutenmilch nähert sich in seinen Eigenschaften dem der Frauenmilch. Höchst wahrscheinlich erklärt sich die Erfahrung, daß Säuglinge Muttermilch besser vertragen als Kuhmilch, hieraus noch eher als aus den Differenzen der quantitativen Zusammensetzung beider.

Wie wird die Milch gebildet? Daß die Milch nicht ein einfaches Transsudat des Blutes ist, geht schon aus ihrer chemischen Zusammensetzung hervor. Es finden sich darin reichlich Kaseïn und Milchzucker, beides Stoffe, die im Blute nicht enthalten sind; es finden sich ferner darin reichlich Fette, die das Blut nur sehr spärlich enthält, und endlich ist auch die Asche der Milch quantitativ anders zusammengesetzt als die des Blutplasmas (S. 16). Die

Milch ist das chemische Produkt der tätigen Drüsenzellen, die zwar das Rohmaterial aus dem Blute beziehen, aber dies in eigentümlicher Weise zu dem Sekrete verarbeiten.

Die Milchdrüsen sind nach dem Typus der zusammengesetzten alveolären Drüsen gebaut. Die Alveolen bilden laterale und terminale Ausbuchtungen der Ausführungsgänge; die geschlossene Tunica propria ist von einer einfachen Lage von Zellen bedeckt, deren Gestaltung nach Heidenhain je nach den sekretorischen Zuständen der Drüse außerordentlich wechselt. An dem dem Hohlraum zugewandten Zellabschnitt geht bei der Sekretion Verfettung und Ausstoßung aus dem Zellleibe vor sich, sodaß unmittelbar nach dem Absaugen die sekretleeren Zellen flach und niedrig sind; es scheint also während des Saugaktes der zentrale Teil der Zellen, in dem man reichliche Fetttröpfchen sieht, für die Milchbildung verwertet zu werden. Dabei findet zugleich eine Veränderung der Zellkerne statt, die sich segmentieren und zerfallen und, indem sie sich in den Alveolus auflösen, die Nissen'schen Kugeln als Charakteristikum für den tätigen Teil der Drüse liefern. Infolge der starken Tätigkeit findet eine schnelle Abnutzung der Drüsenzellen statt, sie gehen schließlich zu Grunde. Die Regeneration vollzieht sich durch mitotische Teilung (S 5) der zurückgebliebenen Zellen. Auch erfolgt in der sezernierenden Milchdrüse eine stete Wanderung von Leuko- und Lymphocyten aus dem Interstitialgewebe durch das Epithel in die Alveolen hinein. Bei sehr reichlicher Ernährung und sehr häufigem Absaugen findet man die Zellen im höchsten Zustande des Wachstums; es werden also die Umwandlungen, welche die Zellen bei der Milchbildung durchmachen, durch das Säugen beschleunigt. Die Bildung der Milch und die mit der Drüsentätigkeit einhergehenden morphologischen Veränderungen der Drüsenzellen sind analog denjenigen Vorgängen, die sich bei der Bildung des Mund- und Bauchspeichels abspielen (S. 139 und S. 173).

Die Milchsekretion ist eine der bedeutendsten Leistungen des Organismus. Die Größe des Milchertrages ist von einer Reihe von Momenten abhängig, vor allem von der indivuellen Energie der Milchdrüse. Das geht beim Menschen aus der ärztlichen Erfahrung hervor, daß von den Ammen die größten Personen mit den umfangreichsten Brüsten nicht immer eine für den Säugling ausreichende Menge Milch liefern. Ferner zeigt sich bei den Nutztieren, daß die schwersten Tiere einer Herde nicht immer die milchergiebigsten sind. Ebenso produzieren zwei Kühe von der gleichen Rasse und dem nämlichen Körpergewicht bei gleicher Fütterung sehr ungleiche Mengen Milch. Es ist deshalb auch nicht angängig, eine mittlere Ausscheidungsgröße anzugeben. Frauen produzieren pro Tag zwischen 1 und $1^1/_3$ Liter Milch. Der höchste Ertrag an Milch bei Kühen beträgt 24 Liter = 25 kg Milch mit etwa 3 kg fester Bestandteile. Nun beträgt aber das höchste Gewicht der Milchdrüsen kaum 5 kg mit 24 pCt. Trockensubstanz, einem Gesamtgehalt an festen Stoffen von 1·2 kg entsprechend. Demnach sezernieren günstigen Falles die Milchdrüsen pro Tag $2^1/_2$ mal ihr eigenes Gewicht an festen Stoffen. Ziegen geben täglich $^1/_2$ bis 1 Liter Milch, Schafe 1 Liter und darüber.

Damit hängt zusammen, daß bei den Kühen die Rasse einen unverkennbaren Einfluß auf die Größe des Milchertrages und den Gehalt der Milch an festen Stoffen hat; sieht man ja auch trotz gleicher Größe und gleicher Ernährung der Tiere die Milchdrüsen bei Individuen verschiedener Rasse verschieden gut entwickelt. Im Allgemeinen findet man bei den meisten Niederungsrassen (Holländer, Oldenburger, Jersey) einen großen Milchertrag, aber eine an festen Stoffen und an Fett ärmere Milch als bei den Höhenrassen (Schweizer, Allgäuer, Tiroler), die wiederum einen geringeren Milchertrag liefern; bei ersteren beträgt der Fettgehalt 3—3·5 pCt. (bei 11—12 pCt. Trockensubstanz), bei letzteren 4—4·5 pCt. (bei 13—14 pCt. Trockensubstanz).

Da eine entwickelte Drüse viel, eine unentwickelte bei gleicher Nahrungzufuhr wenig Milch bildet, so ist zweitens die „Laktationszeit", die Zeit, die seit der Geburt oder dem Wurf verflossen ist, für die Menge der Milch bestimmend, insofern die Entwicklung der Drüse kurz nach dem Ende der Schwangerschaft ihren Höhepunkt erreicht und dann, wenn auch nur ganz allmählich, zurückgeht. Dementsprechend sinkt auch mit der Dauer der Laktation ganz allmählich der Milchertrag. Die Laktationsperiode währt beim menschlichen Weibe und bei der Kuh etwa 10, beim Schaf und bei der Ziege rund 4 Monate.

Nach E. Pfeiffer soll bei der Frauenmilch der Zucker- und Fettgehalt stetig zunehmen, während in Bezug auf das Eiweiß und die Salze keine konstanten Aenderungen zu beobachten sind.

Bei der Ziege sinkt mit der Dauer der Laktation nach Stohmann der Kaseïngehalt zuerst etwas, hält sich dann eine Zeit lang konstant und steigt später bedeutend an; der Buttergehalt sinkt im allgemeinen mit der Zeit.

Es sei hier auch gleich des Unterschiedes zwischen der Kolostrummilch der Frau (1.—5. Tag nach der Geburt [S. 268]) und der späteren Milch (vom 7. Tage ab) gedacht.

In 100 Teilen	Wasser	Eiweiß	Fett	Zucker	Salze
Kolostrummilch . . .	86·4	5·3	3·4	4·5	0·4
Milch	88·8	1·5	3·9	5·5	0·3

Die Kolostrummilch ist reicher an festen Stoffen, hauptsächlich an Eiweißkörpern, und zwar bestehen letztere mehr aus gerinnbaren Albuminen und Globulinen als aus Kaseïn; weiterhin nimmt das Kaseïn auf Kosten des Albumins zu und schon am 7. Tage nach der Geburt findet sich in der Milch Kaseïn mit nur wenig Albumin (und Globulin). Dagegen ist der Zuckergehalt der Kolostrummilch kleiner.

Da die Größe der Sekretion in erster Linie von der individuellen Energie der Milchdrüsen (Rasse) abhängt, so kommt die Nahrung, die dem milchenden Tiere zugeführt wird, erst in zweiter Reihe in Betracht, insofern durch sie die bei der Tätigkeit einer allmählichen Auflösung anheimfallenden Drüsenzellen

wieder aufgebaut werden sollen. Das Hauptmaterial, aus dem sich alle Protoplasmen regenerieren, ist das Eiweiß, daher ist auch kein Nährstoff auf die Milchbildung von einer Einwirkung, die mit der des Eiweiß zu vergleichen wäre. Insbesondere scheint das resorbierte und mit dem Blutstrom der Milchdrüse zugeleitete Eiweiß ein echtes Reizmittel für die Sekretion zu bilden. Steigerung der Eiweißzufuhr wirkt sowohl auf die Größe des Milchertrages im ganzen als auf den Gehalt der Milch an ihren wesentlichen Bestandteilen, und zwar in erster Linie auf ihren Gehalt an Fett, weniger auf den Reichtum an Eiweißkörpern. Wir werden später bei Betrachtung der Zersetzungsvorgänge im allgemeinen sehen, daß, wo Eiweiß zerfällt, aus den Stickstoff-freien Atomgruppen des Eiweiß sich eine Substanz abspaltet, aus der sich Fett synthetisch bilden kann. In der Tat geht auch aus Versuchen von Subbotin und Kemmerich an milchenden Hündinnen hervor, daß die Milchfette z. T. aus Eiweißstoffen sich bilden, da Fleischnahrung den Buttergehalt der Milch außerordentlich erhöht.

Schon Franz Simon (1846) fand beim Uebergang von einer sehr spärlichen Diät zu fleischreicher Nahrung die festen Stoffe in der Frauenmilch von 9 auf 12 pCt. und den Buttergehalt von 1 auf 3·4 pCt. ansteigen. Ebenso stieg bei Ziegen nach Weiske bei reichlicher Zufuhr von Eiweiß die tägliche Milchmenge um 40 pCt., der Fettgehalt von 2·7 auf 3·1 pCt. und der Gesamtfettgehalt der Tagesmilch von 20 auf 33 g. Umgekehrt sank in Fütterungsreihen von I. Munk an Ziegen bei Verminderung der Eiweißzufuhr um etwa 15 pCt. die Milchmenge um 18 pCt., die festen Stoffe um 27 pCt., der Gesamtfettgehalt nur um knapp 10 pCt., dagegen die Zuckermenge um 23 pCt. Um bei Kühen und Ziegen einen hohen Milchertrag und reichen Fettgehalt der Milch zu erzielen, gibt man zu genügenden Mengen Wiesenheu ein eiweißreiches Beifutter: Mehl, Kleie etc.

Zusatz von Fett zur Nahrung macht erst dann den Fettgehalt der Milch ansteigen, wenn die übrige Nahrung ohne den Fettzusatz für die Erhaltung eines kräftigen Ernährungzustandes im allgemeinen, also auch für die Neubildung der Drüsenzellen genügend ist. Die Qualität der Nahrungsfette beeinflußt die des Butterfettes: bei Fütterung von Kühen mit Oelkuchen (Leinöl, Rüböl) nimmt die Butter den Geschmack und Geruch dieser Fette an, nach Fütterung mit Jodfett wird das Butterfett jodhaltig (Winternitz). Auch Mastfett (z. B. Jodfett) geht in die Milchdrüse über, wenn das Nahrungsfett das Bedürfnis der Milchdrüse nicht mehr deckt (Caspari).

Auf die Menge des Milchzuckers in der Milch haben die Kohlehydrate der Nahrung keinen Einfluß. Daß übrigens der Milchzucker, mindestens zum großen Teil, von den Eiweißstoffen abstammt, geht daraus hervor, daß auch bei ausschließlicher Fleischnahrung Hündinnen in ihrer Milch einen erheblichen Zuckergehalt haben.

Jede Portion Milch, welche einer gefüllten Brustdrüse bis zu ihrer Entleerung entzogen wird, hat einen im allgemeinen mit der

Entnahme ansteigenden Fettgehalt und zwar auch, wenn die Portion noch so klein ist. Beim Melken in Absätzen, „gebrochenes Melken", ist auch bei der Kuhmilch die Fettzunahme recht beträchtlich. Der Buttergehalt der Abendmilch bei Kühen und Ziegen ist bis zum Doppelten größer als derjenige der Morgenmilch. Im Sommer liefern die Kühe mehr und butterreichere Milch als im Winter.

Ueber den Einfluß des Alters des milchenden Tieres auf die Beschaffenheit der Milch haben Becquerel und Vernois ermittelt, daß die Milch 4jähriger Kühe die meisten festen Stoffe enthält und bei älteren Tieren allmählich ärmer daran wird. Nach Pfeiffer und Uffelmann ist die Milch älterer Frauen reicher an Eiweiß, Zucker und Salzen, als diejenige der jüngeren.

Der Einfluß der Entwöhnung, die Sistierung des Säugegeschäftes zeigt sich darin, daß schon zwei Tage nach der Entwöhnung der Gehalt der Milch an festen Stoffen stark abnimmt.

Während der Schwangerschaft (Trächtigkeit) läßt die Milchsekretion meist erheblich nach; auch nehmen die festen Bestandteile an Menge ab, die Milch wird wässriger.

In die Milch gehen von eingeführten Arzneimitteln über: Jod, Eisen, Blei, Opium und eine Reihe von Farbstoffen (Färberröte, Kochenille). Die Milch von Kühen, die Laucharten und gewisse Doldenpflanzen gefressen haben, nimmt den Geruch und den Geschmack jener Pflanzen an. Bei Fütterung mit Trebern, den Rückständen von der Bierbereitung aus Gerstenmalz, und mit Schlempe, den Rückständen von der Spiritusfabrikation aus Kartoffeln, wird die Milch meist wassereicher und fettärmer, reagiert entweder schon schwach sauer oder zeigt stärkere Tendenz zum Sauerwerden. Am meisten gehaltreich und bekömmlich scheint die Milch bei Trockenfütterung zu sein.

Die sog. Haltung der Tiere beeinflußt die Größe des Milchertrages. Durch Muskelarbeit wird nach Fleischmann der Milchertrag erniedrigt, doch bei mäßiger Arbeit nur wenig und häufig zum Vorteil der festen Stoffe in der Milch. Aber die Muskeltätigkeit greift auch noch mittelbar auf die Milchsekretion durch ihren Einfluß auf Atmung, Kreislauf, vielleicht auch auf die Ausnutzung der Nährstoffe ein und setzt dadurch Veränderungen, die eine Zunahme der Milchmenge bedingen können. Bei mäßiger Bewegung überwiegen die günstigen mittelbaren Folgen, bei starker Muskelarbeit die ungünstigen unmittelbaren Folgen. So kann mäßige Bewegung nach einer Beobachtung von H. Munk an Kühen sowohl den Milchertrag als den Gehalt der Milch an festen Stoffen, insbesondere an Kaseïn und Fett, erhöhen. Auch die ärztliche Erfahrung lehrt, daß mäßige Bewegung säugender Frauen eher von Vorteil für die Quantität und Qualität der gelieferten Milch ist.

In wieweit das Nervensystem die Milchsekretion beeinflußt, wird in der speziellen Nervenphysiologie Gegenstand der Erörterung sein.

Aus der Milch der Steppenstuten oder auch aus der der Kühe wird dadurch, daß man dieselbe durch Zusatz von Hefe in alkoholische Gärung versetzt (S. 270), ein eigentümliches geistiges Getränk, Kumys genannt, bereitet. Es enthält etwa 10 pCt. fester Stoffe und zwar 2—3 pCt. Alkohol, je 2 pCt. Fett und Zucker, 1 pCt. Milchsäure und 1—2 pCt. Kaseïn; außerdem

etwa 1 Volumenproz. CO_2. Durch Vergärung der Milch mit kaukasischen Kefyrkörnern (Hefezellen und fadenförmige Bacillen einschließend) entsteht ein anderes geistiges Getränk, der Kefyr, der nach 2—3tägiger Gärung 3·8 pCt. Eiweiß, je 2 pCt. Fett und Zucker, knapp je 1 pCt. Alkohol und Milchsäure enthält.

8. Einnahmen und Ausgaben des Tierkörpers; Bilanz des tierischen Haushaltes.

Der tierische Organismus gibt dauernd aus
durch die Lungen: Kohlensäure und Wasserdampf,
durch die Nieren: Harnstoff, Harnsäure etc., Wasser, Salze,
durch die Haut: wenig Kohlensäure, Wasser, Talg,
ferner von der Oberfläche der Haut und der Schleimhäute, die sich abstoßenden Epidermoïdalgebilde (Haare, Nägel, Wolle etc.) und Schleim. Ferner erleidet der Körper zeitweise nicht unerhebliche Verluste durch die Milch, die Samenflüssigkeit und die Eier.

Der Organismus nimmt dafür auf
durch die Lungen: Sauerstoff,
mit der Nahrung: Wasser, Mineralsalze, Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate,
und zwar die Bestandteile der Nahrung abzüglich der des Kotes (S. 190). Es handelt sich nun darum, Einnahmen und Ausgaben mit einander zu vergleichen, also die Bilanz des tierischen Haushaltes zu ziehen und festzustellen: wie groß müssen die Einnahmen des Tierkörpers sein, um die mit dem Ablauf der Lebensprozesse verbundenen notwendigen Ausgaben zu decken, so daß der Körper auf seinem stofflichen Bestand bleibt, also weder Gewichtzunahme noch -Abnahme im ganzen wie seinen einzelnen Teilen, den Organen und Geweben, zeigt. Sodann, wie die Einnahmen qualitativ und quantitativ beschaffen sein müssen, wenn dadurch nicht nur die Ausgaben gedeckt werden sollen, sondern noch eine Zunahme des Körpers im ganzen wie einzelner Gewebe, insbesondere also z. B. Mästung erzielt werden oder ein Wachstum des jugendlichen Organismus ermöglicht sein soll.

Die Aufgabe der Ernährung ist aber nicht beschlossen in der Ermöglichung des Wachstums und des Ersatzes des eingetretenen Substanzverlustes. Das Leben der Tiere, insbesondere der Warmblüter äußert sich überall in der Erzeugung von Wärme und Arbeit. Ja, das Charakteristikum des tierischen Lebens ist gerade die Umwandlung von (chemischer) Spannkraft in lebendige Kraft der Bewegung (Wärme, Arbeit, Elektrizität). Wir werden also die Physiologie der Ernährung in ihrem ganzen Umfange nur dann richtig würdigen und verstehen können, wenn wir nicht bloß die stofflichen Vorgänge und Umwandlungen verfolgen, sondern auch die energetischen oder dynamischen, wenn wir die aufgenommene Nahrung nicht bloß als Träger stofflicher Besonderheiten, sondern auch als Träger von Kräften, als Kraftquellen betrachten. Erst dadurch gewinnen wir

auch, wie besonders Rubner betont hat, das einheitliche Band, um die verschiedenen Nahrungsstoffe in ihrer gegenseitigen Beziehung und Bedeutung (Wertigkeit und Vertretbarkeit) zu beurteilen. Der Gesamtstoffwechsel des Tieres ist also wesentlich und eigentlich, eben wegen der Umwandlung von Spannkraft in lebendige Kraft, ein Kraftwechsel. Wir trennen aber, wie schon in der Einleitung bemerkt, der Uebersichtlichkeit halber die Produktion von Wärme und Bewegung, den Kraftwechsel im engeren Sinne, von den chemischen Vorgängen, dem Stoffwechsel im engeren Sinne. Nur der letztere soll im folgenden besprochen werden.

Chemische Zusammensetzung des Tierkörpers. Die wesentlichen Stoffe sind, nach ihrem quantitativen Vorkommen geordnet: Wasser, Eiweiß (+ leimgebende Substanz), Fett und Mineralstoffe (Aschebestandteile). Die daneben vorkommenden, N-haltigen, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin u. a., betragen ebenso wie die N-freien (Glykogen, Zucker) nur höchstens 1 pCt. des Körpergewichts, so daß sie ohne erheblichen Fehler außer Rechnung bleiben können. Nach den Bestimmungen von Volkmann, E. Bischoff u. A. bestehen 100 Teile Mensch im Mittel aus 64 T. Wasser, 16 T. Eiweiß (+ Leim), 15 T. Fett und 5 T. Mineralstoffen. Da die Muskeln 42—43 Teile des Gesamtkörpers ausmachen und selbst 21 pCt. Eiweiß und 75 pCt. Wasser enthalten, ist rund die Hälfte des gesamten Körpereiweiß sowie mehr als die Hälfte des gesamten Körperwassers in den Muskeln aufgespeichert.

Prinzipien für die Ermittelung des Stoffwechsels. Die Bilanz des Wassers ergibt sich, wenn man von dem mit dem Getränk direkt und dem mit der Nahrung eingeführten Wasser diejenigen Wassermengen abzieht, welche mit dem Harn, dem Kot und der Respiration den Körper verlassen. Die Berechnung des zerstörten Eiweiß basiert auf der von Bischoff und C. Voit (1860) für den Karnivoren und den Menschen ermittelten Tatsache, daß die N-Ausscheidung durch den Harn ein direktes Maß für die Größe des Eiweißumsatzes abgibt, indem alles zerstörte Eiweiß (vorausgesetzt, daß die Tiere sich nicht in der Laktation befinden) in Form von N-haltigen Endprodukten, wie Harnstoff, Harnsäure etc., aus dem Körper einzig allein durch den Harn austritt. Die Menge des mit der Nahrung resorbierten Eiweiß ergibt sich aus der Differenz des Stickstoffs in der Nahrung und im Kot. Da Eiweiß rund 16 pCt. Stickstoff enthält, so entspricht 1 T. Stickstoff: ($^{100}/_{16}$ =) 6·25 T. Eiweiß. Der Kohlenstoff verlässt zum grössten Teil als Kohlensäure durch Lungen (und Haut) den Körper, der Rest wird in organischen Verbindungen durch Harn und Kot ausgestossen, worin er durch die Elementaranalyse bestimmt werden kann. Die ausgeschiedene Kohlensäuremenge wird durch Respirationsapparate (S. 79) gemessen; multipliziert man den gefundenen Wert mit 0·273, so erhält man die als CO_2 ausgeschiedene Kohlenstoffmenge. Zieht man ferner nach Pettenkofer und Voit von der so gefundenen Gesamtausscheidung an Kohlenstoff (durch Harn, Kot und Respiration) die dem umgesetzten Eiweiß entsprechende Kohlenstoffmenge (Eiweiß enthält 53·6 pCt. C) ab, so ergibt der Rest den Kohlenstoff, der dem zerstörten resp. zum Ansatz gelangten Körperfett (dies ist ja der wesentlichste C-haltige, N-freie Bestandteil des Tierkörpers) entspricht.

Da die Fette im Mittel 76·5 pCt. C enthalten, so hat man den für den Kohlenstoff des Fettes gefundenen Wert einfach mit $\frac{100}{76 \cdot 5} = 1 \cdot 3$ zu multiplizieren, um die entsprechende Fettmenge zu erhalten. Die Bilanz der Mineralsalze ergibt sich aus der Vergleichung der in der Nahrung eingeführten Salze mit der Summe der Salze, die durch Harn und Kot den Körper verlassen.

Nach einem Vorschlage von Voit berechnet man den Harnstickstoff, statt auf Eiweiß, auf zerstörtes Körpergewebe, als dessen Typus man das Muskelfleisch nimmt; dieses enthält durchschnittlich 3·4 pCt. N, so daß je 1 g N im Harn etwa 30 g zerstörten „Fleisches" entspricht.

Für das Verständnis empfiehlt es sich, von der Betrachtung des Stoffwechsels im Hungerzustande (s. S. 121) auszugehen, also demjenigen Zustande, in welchem die Einnahmen des Körpers einzig und allein in dem eingeatmeten Sauerstoff der atmosphärischen Luft bestehen (absolute Inanition oder absolute Karenz) oder höchstens noch geringe Wassermengen aufgenommen werden. Bidder und Schmidt (1852) haben solche, den Gesamtstoffwechsel berücksichtigenden Versuche an einer Katze, Bischoff, C. Voit und Pettenkofer am Hunde und am Menschen, Senator, Zuntz und I. Munk, sowie Luciani u. A. am Menschen ausgeführt. Es zeigte sich zunächst, daß die der Inanition ausgesetzten Tiere infolge der durch die Zerstörung ihrer Körperbestandteile bedingten Ausscheidungen einen Gewichtsverlust erleiden, der an den ersten Hungertagen am bedeutendsten ist, dann eine Zeit lang ziemlich gleichmäßig abläuft, um später gegen Ende der Hungerzeit oft plötzlich stark unter Zunahme der täglichen Harnmenge anzusteigen. Die N-Ausscheidung durch den Harn ist in den ersten Tagen (1. Periode) abhängig von der vorhergehenden Nahrung oder von etwa im Körper zurückgehaltenen Nahrungstoffen: reichliche Eiweißnahrung vor dem Hungern bedingt auch reichliche N-Ausscheidung in den ersten Hungertagen. Vom 3.—5. Hungertage ab (2. Periode) ist die N-Ausscheidung sehr gleichmäßig. Dann folgt (3. Periode) Steigerung der N-Ausscheidung mit der Vermehrung der Harnmenge auf das 2—3fache, die nach Rubner herrührt von der Erschöpfung des Fettvorrates. Die Fettzersetzung geht annähernd der Abnahme des Körpergewichtes parallel. In den ersten Tagen wird neben Fett noch das aufgespeicherte Glykogen zersetzt, dann übernimmt das Fett allein die Kosten der Stoffzersetzung. Ist es erschöpft, dann fällt ausschließlich das Eiweiß der Zersetzung anheim, daher in den letzten Lebenstagen des Hungertieres der plötzliche Anstieg der N-Ausscheidung. Dem Fett kommt also beim Hungern die wichtige Aufgabe zu, das Eiweiß vor Zerfall zu schützen. Die Kohlensäure-Ausscheidung sinkt anfangs stärker ab als der Sauerstoffverbrauch; sehr bald, schon am 3. Tage, erreichen beide, bezogen auf die Einheit des Körpergewichtes, nach Zuntz einen Minimalwert, unter den sie nicht weiter absinken. Erwachsene Hunde sterben erst, wie schon ältere Versuche von Chossat (S. 121) zeigen, wenn sie $^1/_5$ bis $^1/_2$ ihres Körpergewichtes verloren haben, jüngere nach Ver-

lust von nur $^1/_3$, ganz junge Hunde schon nach einem Verlust von $^1/_5$ ihres Körpergewichtes. Der über 3 Jahre alte fette Hund von F. A. Falck lebte bei absoluter Karenz 61 Tage, Kumagawa's Hund sogar 99 Tage.

Nach Pettenkofer und Voit verliert ein großer, 33 kg schwerer Hund pro Tag 500 g von seinem Körpergewicht und verbraucht dabei 38 g Eiweiß und 100 g Fett oder rund 1 g Eiweiß (5 g „Fleisch") und 3 g Fett pro Körperkilo. Kleine Hunde verbrauchen erheblich mehr Körpereiweiß, pro Kilo Tier bis dreimal so viel als große. Nach Rubner hängt dies z. T. vom geringeren Fettbestande am jugendlichen Körper, z. T. davon ab, daß je kleiner das Tier, desto relativ größer die Körperoberfläche und somit auch der Wärmeverlust durch Abkühlung; dem größeren Wärmeverlust muß, soll die Eigenwärme des Tieres konstant bleiben, die Wärmebildung sich anpassen, daher der größere Eiweißverbrauch; endlich haben auch die jugendlichen, wachsenden Zellen an sich einen größeren Stoffverbrauch als die erwachsenen Zellen.

Im Einklang mit diesen an Tieren gemachten Befunden stehen die Versuche am Menschen. An einem 24 Stunden hungernden Menschen (von 71 kg Körpergewicht) fanden Pettenkofer und Voit den täglichen Verlust zu 890 g Wasser, 78 g Eiweiß, 215 g Fett oder rund 1 g Eiweiß und 3 g Fett pro Körperkilo. Je fettreicher das Individuum, um so kleiner ist dessen Eiweißkonsum, je fettärmer um so größer. Daher fand bei einem fetten Mann von 71 kg am 2. Hungertage Ranke einen Verbrauch von nur 50 g Eiweiß und 205 g Fett, bei einem mageren Manne von nur 57 kg dagegen Zuntz und I. Munk am 1. Hungertage einen Verbrauch von 88 g Eiweiß und 170 g Fett, am 5. Hungertage einen Verbrauch von 69 g Eiweiß und 160 g Fett, endlich Luciani für den 10. Hungertag 59 g Eiweiß und 170 g Fett, für den 20. Hungertag 38 g Eiweiß (0·6 g pro Körperkilo) und 165 g Fett. Der Gewichtsverlust beim Hunger trifft zu $^2/_3$ auf Abgabe von Wasser, zu $^1/_{12}$ auf Verlust von Körpereiweiß, zu $^1/_4$ auf Körperfett. Nimmt daher das hungernde Tier so viel Wasser auf, als es ausscheidet, so büßt es täglich viel weniger an Substanz ein, als ohne Wasser. Daher wird die absolute Inanition schlechter vertragen, als wenn dabei Wasseraufnahme ermöglicht ist (S. 122). Wie die Karnivoren, so können auch Menschen um so länger die Inanition ertragen, je träger ihr Stoffwechsel ist, d. h. je älter sie sind. Kinder erliegen bekanntlich dem Hungertode früher als Erwachsene; am längsten ertragen ältere noch ziemlich kräftige Leute die Nahrungsentziehung.

Ueber den Stoffwechsel der Herbivoren im Hungerzustande liegen nur wenige Erfahrungen vor. Aus der Versuchsreihe von Grouven am Ochsen ergibt sich das bemerkenswerte Resultat, daß die großen Herbivoren weniger Eiweiß in der Karenz verbrauchen, und zwar pro Körperkilo nur halb so viel als der hungernde Hund. Und doch vertragen Herbivoren die Inanition weniger lange als Karnivoren. Zunächst sinkt schon in den ersten

Hungertagen das Gewicht rapide, was wohl so zu deuten ist, daß die reichlichen im Darm vorher angehäuften Futtermassen, die bis zu 30 pCt. des Körpergewichts betragen können, soweit sie für den Organismus unverwertbar, in den ersten Hungertagen allmählig mit dem Kot ausgestoßen werden, während außerdem die Körpersubstanz selbst mangels Zufuhr neuer Nahrung Verluste erleidet. Ungeachtet dessen sollen Pferde den Hunger bis zu 14 Tagen, ohne dauernde Schädigung ertragen können, vorausgesetzt, daß ihnen Wasser nach Belieben gegeben wird; dauert die Inanition über 14 Tage, so vermag danach selbst reichliche und gute Fütterung sie nicht mehr am Leben zu erhalten, sie erliegen allmählig der Erschöpfung. Der Tod tritt beim hungernden Pferde erst zwischen dem 20. und 30. Hungertage ein: ein 405 kg schweres Pferd, das nach 30tägiger Inanition starb, hatte nach Collin 80 kg, also nur $^1/_5$ seines Körperwichtes eingebüßt. Kleine Herbivoren, z. B. Kaninchen, verbrauchen dagegen viel mehr Körpereiweiß, als die großen (Ochs, Pferd), ziemlich ebenso viel wie gleich schwere Karnivoren (Hunde). Nach Finkler nimmt auch bei ihnen (Meerschweinchen) die CO_2-Abgabe schneller ab, als der O-Verbrauch, sodaß der respiratorische Quotient von 0·9 bis auf 0·75 sinkt, wie beim Fleischfresser, zum Zeichen, daß während der Fütterung vorzugsweise Kohlehydrate, beim Hunger vorzugsweise Fleisch und Fett zerstört werden (S. 87).

In den Versuchen von Meißl und Strohmer an hungernden Schweinen verlor ein Tier von 144 kg im Mittel von 3 Tagen 61 g Eiweiß und 253 g Fett, ein anderes Tier von 121 kg im Mittel von 5 Hungertagen 42 g Eiweiß, dazu am 2. Tage 225 g Fett; also betrug der Eiweißumsatz nur 0·4 bezw. 0·33 g pro Körperkilo, d. h. nur etwa halb so viel als beim Menschen und den Karnivoren.

Stoffwechsel gefütterter Tiere. Wird ein Hund nur mit Eiweiß gefüttert, so kann er, wenn die Menge hinreichend groß ist, in stofflichem Gleichgewicht bleiben; der Körper verliert nichts von seinem Gewicht, Einnahme und Ausgabe decken sich. Werden ihm dagegen nur Fette und Kohlehydrate in größter Menge (gar kein Eiweiß) zugeführt, so tritt nie Gleichgewicht ein, es werden beständig N-haltige Zersetzungsprodukte ausgeschieden, das Körpereiweiß zerfällt, bis schließlich infolge Eiweißmangels der Tod eintritt, nicht viel später, als er bei vollständigem Nahrungsmangel eintreten würde.

Einfluß des Eiweißes auf den Stoffwechsel. Ein Hund verbraucht im Hungerzustande täglich eine gewisse Menge von seinem Körpereiweiß („Fleisch") und Körperfett. Man könnte nun meinen, daß man den Hund dadurch auf seinem Eiweißstande erhalten kann, wenn man ihm für die Eiweißmenge, die er bei Inanition von seinem eigenen Körper verbraucht, das Aequivalent z. B. in Form von Fleisch mit der Nahrung zuführt. Indes trifft diese Vorstellung in Wirklichkeit nicht zu. Sobald den Körperzellen Eiweiß zugeführt wird, ändern sich die Bedingungen des Zerfalles; es wächst der Eiweißverbrauch und damit die Stickstoffausscheidung durch den Harn, sodaß ungeachtet der Zufuhr einer, dem in der Inanition ausgeschiedenen Harnstickstoff äquivalenten Eiweißmenge der Hund von seinem Körpereiweiß zusetzt. Vielmehr

muß dem Hunde nach E. Voit etwa 3 mal so viel Stickstoff in Form von Eiweiß mit der Nahrung gegeben werden, als er im Hungerzustande an Stickstoff ausgeschieden hat, wenn er sich auf seinem Eiweißstande, „im N-Gleichgewicht“ erhalten soll. Führt man über diese untere Grenze hinaus mehr Eiweiß zu, so wird entsprechend mehr zersetzt. Dies geht bis zu einer oberen Grenze, die gegeben ist durch die Aufnahmefähigkeit des Darmes für Eiweiß. Bei einem 35 kg schweren Hunde lagen die Grenzen zwischen 500 und 2500 g Fleisch; zwischen diesen vermochte also der Körper sich mit jeder Menge in N-Gleichgewicht zu setzen. Das verfütterte Eiweiß schützt durch seinen Zerfall das Fett vor der Zerstörung. Bei den niedrigeren Fleischgaben, bei denen N-Gleichgewicht besteht, ist aber dieser Schutz nicht ausreichend. Es wird immer noch Fett zersetzt, es besteht kein Körpergleichgewicht. Soll das eintreten, soll das Tier neben seinem N-Gleichgewicht zugleich auf seinem Fettbestande, auf „Kohlenstoffgleichgewicht“ verharren (10 T. Fett können durch 23 T. Eiweiß ersetzt werden), so muß es 7 mal soviel Eiweiß erhalten, als es im Hungerzustande zerstört. Die kleinste Fleischmenge, die zu Körpergleichgewicht führt, nennt man das „Erhaltungsfutter“. Demnach muß man dem Hunde 7—8 g Eiweiß oder 40 g Fleisch pro Körperkilo und Tag geben, oder mit andern Worten: eine $^1/_{25}$ seines Körpergewichtes, entsprechende Fleischmenge: unter diesen Umständen befindet er sich etwa im N- und C-Gleichgewicht (Körpergleichgewicht) zwischen Einnahmen und Ausgaben. Fast der gesamte Stickstoff geht durch die Nieren hinaus, während umgekehrt etwa $^4/_5$ vom Kohlenstoff durch die Lungen und nur $^1/_5$ durch den Harn den Körper verlassen. Endlich erscheinen vom aufgenommenen Sauerstoff etwa 80 pCt in Form von CO_2 in der Exspirationsluft (S. 87). Erhält ein Hund mehr Fleisch als $^1/_{25}$ seines Körpergewichtes, so setzt er „Fleisch“, d. h. eiweißhaltige Körpersubstanz an; er scheidet in Form von Harnstoff weniger Stickstoff aus, als das zugeführte Fleisch enthält. Dadurch wird er „fleischreicher“; hiermit steigt aber auch wieder sein Eiweißumsatz, sodaß er nunmehr zur Erzielung von N-Gleichgewicht einer noch reichlicheren Fleischzufuhr bedarf. Um daher bei reiner Fleischfütterung Ansatz zu bewirken, ist eine fortwährende Steigerung der Fleischzufuhr erforderlich. Jedenfalls hat es hiernach seine Schwierigkeit, durch ausschließliche Fleischfütterung einen Eiweißansatz, d. i. Zunahme des Körperfleisches zu erzielen. Mit einer noch größeren Ration als 8 g Eiweiß pro Körperkilo (neben kleinen Mengen von Fett und Kohlehydraten) gelang es Pflüger, sogar einen stark arbeitenden mageren Hund im Gleichgewicht zu erhalten. Aehnlich wie das Eiweiß verhalten sich in Bezug auf die Ernährung nach den neuesten Untersuchungen die Albumosen, nicht aber die Peptone.

Einfluß der Fette und Kohlehydrate auf den Stoffverbrauch. Ein hungernder Hund verbraucht pro Tag und Körperkilogramm rund 1 g Eiweiß und 3 g Fett von seinem Körper.

Voit hat gezeigt, daß bei Eiweißhunger selbst eine sehr große Fettzufuhr (bis zu 300 g täglich) den Eiweißverbrauch kaum zu beeinflussen vermag: es kann dadurch nur die Abgabe von Körperfett verringert oder besten Falles verhütet werden, und zwar ersetzt das Nahrungsfett nach Rubner in gleichen Gewichtsmengen das Körperfett. Es können daher bei reiner Fettfütterung Karnivoren länger am Leben bleiben als bei absoluter Karenz. Im Gegensatz dazu kann ausschließliche Fütterung mit Kohlehydraten, besonders leicht resorbierbaren, den Verbrauch von Körpereiweiß doch herabdrücken, nach Rubner sogar bis auf $^1/_3$ des Hungerverbrauchs, aber schließlich gehen auch hier die Tiere infolge Eiweißmangels zu Grunde, aber sehr viel später als bei Karenz und auch später als bei ausschließlicher Fettnahrung. Anders verhält es sich, wenn Fett oder Kohlehydrate neben Fleisch gefüttert werden. Bei gleichzeitiger Zufuhr von Fleisch und Fett wird mehr Eiweiß, entsprechend dem mehrgereichten, zerstört, aber doch weniger, als bei ausschließlicher Fleischfütterung. Das zerfallende Fett übt eine eiweißersparende Wirkung: man kann daher durch Fleischmengen, die an sich für den Bedarf des Körpers nicht genügen, N-Gleichgewicht erreichen, wenn man zum Fleisch noch Fett hinzugibt. Durch Zusatz von Fett zur Fleischnahrung kann man also Eiweißansatz erzielen und zwar bei genügender Fettzufuhr schon durch mittlere Fleischmengen einen eben so starken Eiweißansatz als sonst durch die doppelte und dreifache Fleischmenge. Gleichzeitig wird auch der Fettverbrauch im Körper beschränkt und bei mittleren Fettgaben schon Fettansatz bewirkt. Auch wird, je mehr Fett am Körper, desto niedriger der Eiweißzerfall, daher ein mageres Tier ceteris paribus mehr Eiweiß verbraucht, als ein fettes (S. 280). Freie Fettsäuren verhalten sich ähnlich wie die Fette (I. Munk). Glyzerin hat keinen Einfluß auf die Eiweißzersetzung.

Sehr ähnlich dem Fett verhalten sich die Kohlehydrate, wenn sie neben Eiweiß gefüttert werden. Zugabe von Zucker oder von Stärkemehl, das im Darm in Zucker übergeführt wird, zur Fleischnahrung bewirkt eine Ersparnis im Eiweißumsatz, die selbst größer ist als seitens der gleichen Fettmenge, und nicht minder eine Herabsetzung des Fettverbrauches. Sehr reichliche Zufuhr von Kohlehydraten neben geringer Eiweißration kann beim Hunde wie Menschen nach I. Munk den Eiweißumsatz sogar bis unter die Größe des Hungerverbrauches herabdrücken. In der Praxis künstlicher Mästung finden daher die Kohlehydrate eine sehr ausgedehnte Verwendung, sind sie doch viel billigere Nährstoffe als das Fett.

Noch erheblicher als seitens der Kohlehydrate und Fette ist die eiweißersparende Wirkung des Leims: besten Falles ersetzen 100 Teile Leim etwa 36 Teile Eiweiß (und 25 Teile Fett). Daher vermag Zusatz von Leim zur Fleischnahrung N-Gleichgewicht herbeizuführen bei Fleischmengen, die nach I. Munk nur $^1/_6$ vom Bedarf des Tieres entsprechen. Reicht das gefütterte Fleisch an sich schon für den Bedarf des Tieres aus, so bewirkt eine Zugabe von

Leim nunmehr Eiweißansatz. Dagegen vermag der Organismus bei ausschließlicher Fütterung mit Leim, Kohlehydraten, Fett und den nötigen Mineralsalzen eben so wenig zu bestehen als bei alleiniger Einführung von Kohlehydraten und Fetten.

Sehr lehrreich ist es, den Stoffverbrauch bei dem 33 kg schweren Hunde von Pettenkofer und Voit zu verfolgen, je nachdem er ausschließlich mit Fleisch oder mit Fleisch und Fett oder mit Fleisch und Kohlehydraten gefüttert wurde.

1. Fütterung mit 1500 g Fleisch.

	N	C	Wasser
Aufgenommen:	51 g N,	188 g C,	1138 g Wasser.
Ausgeschieden:			
durch Harn	50 „ „	30 „ „	920 „ „
„ Kot	1 „ „	5 „ „	29 „ „
„ Atmung	— „ „	149 „ „	365 „ „
im Ganzen	51 g N,	184 g C,	1314 g Wasser.

Es bestand also N- und C-Gleichgewicht, nur gab der Körper 180 g Wasser ab; 1500 g Fleisch sind also für den großen Hund eine Nahrung.

2. Fütterung mit 500 g Fleisch und 100 g Fett.

	N	C	Wasser
Aufgenommen:	17 g N,	139 g C,	380 g Wasser.
Ausgeschieden:			
durch Harn	16·5 „ „	10 „ „	307 „ „
„ Kot	0·3 „ „	4 „ „	8 „ „
„ Respiration	— „ „	99 „ „	275 „ „
im Ganzen	16·8 g N,	113 g C,	590 g Wasser.

Es bestand also N-Gleichgewicht, dagegen wurden sogar 26 g C = 34 g Fett angesetzt, anderseits aber 210 g Wasser abgegeben.

3. Fütterung mit 400 g Fleisch und 250 g Zucker.

	N	C	Wasser
Aufgenommen:	13·6 g N,	141 g C,	676 g Wasser.
Ausgeschieden:			
durch Harn	12·6 „ „	8 „ „	241 „ „
„ Kot	0·8 „ „	5 „ „	26 „ „
„ Respiration	— „ „	147 „ „	721 „ „
im Ganzen	13·4 g N,	160 g C,	988 g Wasser.

Also bestand auch hier N-Gleichgewicht, dagegen wurden 19 g C = 25 g Fett und 300 g Wasser vom Körper verloren.

Durch Zugabe mittlerer Mengen von Fett oder Kohlehydraten kann N-Gleichgewicht schon bei einer 3mal kleineren Eiweißration erzielt werden.

Stoffwechsel des Menschen. Auch hier erfolgt der Eiweiß- und Fettverbrauch nach denselben Gesetzen, wie beim Fleischfresser. Gleichwie dem letzteren, müssen auch dem Menschen bei ausschließlicher Fleischnahrung außerordentlich große Mengen von Fleisch einverleibt werden, wenn Eiweißverbrauch und -Zufuhr einander decken sollen, während auch beim Menschen, gleichwie bei Karnivoren, bei Zusatz von Fett und Kohlehydraten zur Fleischnahrung sich der nämliche Erfolg schon durch eine viel geringere Fleischzufuhr erzielen läßt. Durch reichliche Fleischzufuhr kann bei fettreichem Körper zwar der Eiweißbedarf gedeckt werden, ja

sogar Eiweißansatz erfolgen, schwieriger aber der Fettverbrauch, sodaß event. eine Abnahme des Körperfettes eintritt; diese Erfahrung wird von der ärztlichen Praxis zum Zweck der Beseitigung übermäßiger Korpulenz benutzt, indem solche Individuen auf ausschließliche Fleischnahrung, „Banting-Kur", gesetzt werden. Läßt sich somit auch durch ausschließliche Fleischnahrung N-Gleichgewicht erzielen, so ist doch durch (fettarmes) Fleisch allein beim Menschen — und darin ergibt sich hier ein Unterschied gegenüber dem Karnivoren — eine vollständige Ernährung bis jetzt nicht erreicht worden. Das liegt aber weniger an der mangelnden Resorption, als vielmehr daran, daß die notwendigen großen Fleischmengen nicht gekaut werden können. Vielmehr bedarf der Körper zur vollständigen Ernährung gewisser Mengen N-freien, C-haltigen Materials, die als Ersatz des, wie wir später sehen werden, für die Wärmebildung und Arbeitsleistung verbrauchten Fettes erfordert werden. Im Einklang hiermit lehrt die Erfahrung, daß nicht nur Körpergleichgewicht, sondern auch die normale Leistungsfähigkeit des Menschen am ehesten durch eine gemischte, aus Eiweiß, Fett und Kohlehydraten bestehende Kost erzielt wird. Ein erwachsener Mensch bedarf zur ausreichenden Ernährung bei Ruhe resp. bei leichter Arbeit mindestens:

100 g (trockenes) Eiweiß,
60 „ Fett,
350 resp. 400 „ Kohlehydrate.

Ein Teil der Kohlehydrate kann durch Fett ersetzt werden, wobei zu berücksichtigen ist, daß nach Rubner 23 Teile Stärkemehl äquivalent sind 10 Teilen Fett; also z. B. statt 60 g Fett und 350 g Kohlehydrate: 100 g Fett und 250 g Kohlehydrate. In diesem täglichen Kostmaße steht die Menge der N-haltigen Stoffe (Eiweiß) zu der der N-losen Stoffe (Fett und Kohlehydrate) im Verhältnis wie 1 : 4—5. C. Voit hält es für empirisch festgestellt, daß sich bei zweckmäßiger Ernährung die N-haltigen zu den N-losen Stoffen in der Nahrung wie 1 : 4—5 verhalten sollen.

Um eine Vorstellung von den einzelnen Ausgabeposten des menschlichen Haushaltes zu gewinnen, sei eine von Pettenkofer und Voit an einem kräftigen ruhenden, d. h. nicht arbeitenden Menschen von ca. 70 kg Körpergewicht ausgeführte 24stündige Versuchsreihe vorgeführt. Das Versuchsindividuum nahm insgesamt auf:

137 g Eiweiß
117 „ Fett } mit 19·5 g N
352 „ Kohlehydrate } und 315·5 „ C
2016 „ Wasser

und schied bei Körperruhe aus:

mit dem Harn	17·4 g N,	12·7 g C,	1279 g Wasser,
„ „ Kot	2·1 „ „	14·5 „ „	83 „ „
„ der Respiration	— „ „	248·6 „ „	828 „ „
im Ganzen	19·5 g N,	275·8 g C,	2190 g Wasser.

Also befand sich der Körper im N-Gleichgewicht, gab 174 g Wasser ab, behielt

dagegen 39·7 g C = 52 g Fett zurück. Danach berechnet sich der Verbrauch des kräftigen Arbeiters bei gemischter Kost und bei Ruhe zu 137 g Eiweiß, 65 g Fett und 352 g Kohlehydrate. Ein anderer schlecht genährter kleiner Mann von nur 53 kg Körpergewicht verbrauchte bei derselben Kost nur 137 g Eiweiß und 350 g Kohlehydrate, setzte also das gesamte eingeführte Fett am Körper an. Ranke, der einen fettreichen Körper besaß, kam sogar mit nur 100 g Eiweiß, 100 g Fett und 240 g Kohlehydraten (mit 15·9 g N und 228·7 g C) in N- und C-Gleichgewicht.

Stoffwechsel bei den Herbivoren. Bei der Ausnutzung der Nährstoffe im Darm (S. 191) haben sich die Mengen der gebildeten Exkremente bei den Pflanzenfressern vielmals größer ergeben als bei den Fleischfressern und beim Menschen. So gehen von 100 Teilen Einnahme im Durchschnitt beim Pferd und Rind 35 T. mit dem Kot, 20 T. durch den Harn und etwa 45 T. durch Re- und Perspiration aus dem Organismus heraus. Die Gründe für diese schlechtere Ausnutzung der Futterstoffe im Darm der Herbivoren sind gleichfalls dort erörtert worden. Indes ergibt sich, selbst wenn man nur den resorbierten Anteil vom Futter berücksichtigt, als prinzipieller Unterschied der Herbivoren gegenüber den Karnivoren die Tatsache, daß von den zerstörten Nährstoffen bei den Herbivoren die größere Menge auf dem Wege der Re- und Perspiration zur Ausscheidung gelangt, und zwar vom Wasser etwa $2^1/_3$ mal soviel als durch den Harn (S. 234). Alle Stoffwechseluntersuchungen, die an Pflanzenfressern ausgeführt worden sind, fußen auf der Voraussetzung, daß, abgesehen vom Kot, die Zersetzungsprodukte des Eiweiß in Form N-haltiger Stoffe, wie Harnstoff, Hippursäure etc., nur durch den Harn zur Ausscheidung gelangen, daß dagegen kein irgendwie beträchtlicher N-Anteil durch Lungen und Haut ausgehaucht wird. Tatsächlich ist die Aushauchung von N-Gas so gering (S. 82), daß sie füglich vernachlässigt werden darf. Wie schon bei der Lehre von der Inanition (S. 279) angeführt worden ist, wird im Körper der großen Herbivoren bei absoluter Karenz pro Körperkilo nur etwa halb soviel Eiweiß zersetzt als bei Karnivoren. Ferner kann, sehr viel stärker als bei den Karnivoren, auch durch ausschließliche Verabreichung von Kohlehydraten oder Fett die Zerstörung von Körpereiweiß vermindert werden. Wie beim Fleischfresser, steigt beim Pflanzenfresser mit Zunahme der Eiweißzufuhr auch der Eiweißumsatz, sodaß nur ein Bruchteil des mehr verfütterten Eiweiß, der indes größer ist als ceteris paribus beim Fleischfresser, für den Eiweißansatz übrig bleibt. Durch einseitige Vermehrung des Fettes und der Kohlehydrate wird, wie beim Karnivoren, der Eiweiß- und Fettverbrauch vermindert. Die landwirtschaftliche Praxis erzielt daher auch durch gesteigerte Zufuhr von Kohlehydraten zum Futter die besten Mästungserfolge. Indes darf ungeachtet vermehrter Verabreichung von Kohlehydraten die Eiweißzufuhr nicht unter eine bestimmte Grenze sinken; nach Henneberg darf die Eiweißzufuhr nicht weniger als $^3/_4$ g pro Körperkilo betragen,

wenn das Rind im Gleichgewicht verharren soll, „Beharrungs- oder Erhaltungsfutter“, und muß diesen Minimalwert erheblich übersteigen, wenn die Kohlehydrate neben Fettansatz auch Fleischansatz bewirken sollen, „Meliorationsfutter“. Entsprechend der viel langsameren Verdauung und Resorption dauert es beim Pflanzenfresser längere Zeit, bis er bei einem bestimmten Futter zum Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben kommt. Es bedarf daher bei allen Stoffwechselversuchen an Herbivoren einer etwa achttägigen Vorfütterung, ehe die Folgen der Fütterung in die Erscheinung treten.

Die Herabsetzung des Eiweißumsatzes im Hunger durch Verabreichung von Kohlehydraten (oder Fetten) erläutert folgende Zusammenstellung der Grouven'schen Versuche an Ochsen:

Futter pro Tag in kg		Körpergewicht in kg	Fleischumsatz in g
—	—	463	605
3·95 Stroh	—	436	475
3·0 „	1·5 Rohrzucker	440	230
3·2 „	1·0 Traubenzucker	459	335
2·8 „	2·25 Stärke	438	370

Die Steigerung des Eiweißumsatzes mit der Eiweißzufuhr erhellt aus Versuchen von Henneberg und Stohmann am volljährigen Ochsen:

Körpergewicht kg	Resorbiertes Eiweiß g	Zerstörtes Eiweiß g
534	375	320
532	405	345
651	560	375
651	875	625

Daß durch einseitige Vermehrung der Kohlehydrate oder Fette der Eiweißumsatz beträchtlich herabgesetzt wird, lehren Versuche von Henneberg und Stohmann, in denen (neben ca. 1300 g resorbiertem Eiweiß) bei Resorption von 5900 g Kohlehydraten der Eiweißumsatz 1070, der Eiweißansatz 230 g betrug, dagegen bei 6500 g resorbierbaren Kohlehydraten der Eiweißumsatz nur 915 g, der Eiweißansatz 385 g; so viel der Eiweißumsatz bei gleicher Zufuhr abnimmt, nimmt der Eiweißansatz zu.

Die Verteilung der Ausscheidungen bei einer milchenden Kuh gestaltet sich in einem von C. Voit untersuchten Falle so, daß vom Stickstoff der Nahrung 40 pCt. mit dem Kot, 40 pCt. mit dem Harn und 20 pCt. mit der Milch fortgingen. Vom Kohlenstoff der Nahrung gelangten 4 pCt. durch den Harn, 10 pCt. durch die Milch und 49 pCt. durch die Haut und Lungen zur Ausscheidung, während 34 pCt. mit dem Kot austraten.

Wie für den Fleischfresser und den Menschen, erweist sich auch für den Pflanzenfresser eine gemischte, aus Eiweiß, Fett und

Kohlehydraten bestehende Nahrung sowohl für die Erhaltung des Körperbestandes event. für den Ansatz von Körpersubstanz als für die normale Leistungsfähigkeit am meisten geeignet. Ein Pferd von 500 kg Körpergewicht bedarf zur ausreichenden Ernährung als „Beharrungsfutter" pro Tag nach E. Wolff und Kellner:

600 g Eiweiß,
160 „ Fett,
3500 „ Kohlehydrate

und dazu etwa 10—20 kg Wasser. Das zweckmäßige Verhältnis der N-haltigen zu den N-freien Nährstoffen ist beim Herbivoren 1 : 6—7. Auch hier kann das Fett zum Teil durch Stärkemehl oder umgekehrt ersetzt werden, und zwar gelten 23 Teile Stärke als äquivalent 10 Teilen Fett. Aus vorstehendem Kostmaße für das Pferd läßt sich der Bedarf an Nährstoffen auch für andere Herbivoren annähernd berechnen, wenn man es auf das Körperkilogramm reduziert. Danach würden 100 kg Pflanzenfresser täglich etwa 120 g Eiweiß, 35 g Fett und 700 g Kohlehydrate brauchen. Kleineren Herbivoren (Schafen) muß indes im Verhältnis zu ihrem Gewicht mehr Nahrung zugeführt werden, weil die Zersetzungen im Körper, wie schon bei der Größe des Gaswechsels (S. 83), sowie beim Hungerzustande (S. 280) berührt, bei ihnen umfangreicher sind. Bei intendierter Mästung würde man die Menge der Kohlehydrate im Futter bis auf 1200 g, und da erfahrungsgemäß Fettablagerung leichter in einem eiweißreichen Körper zustande kommt, zugleich das Futtereiweiß auf 150 g erhöhen, „Meliorationsfutter", bei einem milchliefernden Tiere (neben 40 g Fett und 1200 g Kohlehydraten) auch die Menge des Eiweißes im Futter (S. 274) auf 200—250 g (für 100 Kilo Tier) vermehren müssen, „Produktionsfutter".

Die Omnivoren stehen in ihrem Haushalt etwa zwischen den Fleisch- und Pflanzenfressern, nähern sich aber bald mehr jenen, bald mehr diesen, je nachdem sie vorwiegend animalische oder vegetabilische Nahrung erhalten. Werden Schweinen neben einer ausreichenden Menge von verdaulichem Eiweiß reichlich Kohlehydrate gegeben, so kommt es sehr schnell zu einer umfangreichen Mästung.

Ein Beispiel hierfür liefert folgender Versuch von Meissl und Strohmer. Ein Schwein von 125 kg erhielt täglich 1900 g Gerste mit 725 g C und 29 g N. Es schied durch Harn, Kot und Atmung aus 574 g C und 23·6 g N, somit blieben für den Ansatz 151 g C und 5·4 g N. Also hat das Schwein täglich 88 g Eiweiß und 500 g Fett umgesetzt und dabei 34 g Eiweiß und 174 g Fett angesetzt.

Neben einem an Eiweiß und Kohlehydraten reichen Futter erweisen sich noch als die Mästung begünstigende Momente: absolute Körperruhe, feuchtwarme Luft, Darniederliegen des Geschlechtstriebes; zu letzterem Zwecke werden die zur Mästung bestimmten Tiere, insbesondere Schweine, operativ ihrer Keimdrüsen (Hoden resp. Eierstöcke) beraubt. Ochsen können in wenigen Monaten Fett bis zu $^1/_7$, Hammel bis zu $^2/_5$, Schweine bis zu $^1/_2$ ihres Lebendgewichtes ansetzen. Nach Lawes und Gilbert enthält der Körper des

mageren Hammels insgesamt 39 pCt. Trockensubstanz und darin 20 pCt. Fett; der fette Hammel 54 pCt. Trockensubstanz und darin 37 pCt. Fett; das fette Schwein bei 57 pCt. Trockensubstanz sogar 44 pCt. Fett. Am geeignetsten für die Mast sind vollkräftige erwachsene Tiere. Außer im Unterhautbindegewebe lagert sich bei der Mästung das Fett besonders reichlich in der Bauchhöhle und um die Nieren sowie im intermuskulären Bindegewebe ab; Unterhaut-, Bauchhöhlen- und Muskelfett bilden in absteigender Reihe die hauptsächlichsten Fettdepots.

Bedeutung des Wassers. Durch Lungen, Haut und Nieren erleiden die Tiere ständige, recht beträchtliche Verluste an Wasser, die für den Menschen bei Erhaltungskost und Ruhe im Mittel 2 kg oder 3 pCt. des Körpergewichtes (Tabelle S. 284), bei Arbeitsleistung reichlich das $1\frac{1}{2}$fache betragen (Tabelle S. 290). Es gehört daher das Wasser zu den bedeutungsvollsten Nährstoffen. Wird Wasser in reichlicherem Maße, als zur Deckung des Verlustes erforderlich, aufgenommen, so wird der Ueberschuß in erster Linie durch die Nieren wieder entfernt, und mit dieser reichlicheren Harnentleerung geht auch eine vermehrte N-Ausscheidung Hand in Hand, die meist nicht sehr beträchtlich, nur 3—5 pCt. beträgt (S. 250) und nur dann auf 10 pCt. und darüber ansteigt, wenn die Harnmenge drei- bis sechsmal so groß wird als in der Norm. Durch den reichlichen Wasserstrom wird der in den Geweben angehäufte Harnstoff ausgespült; auf den Eiweißzerfall aber, wie überhaupt auf den Stoffverbrauch wirkt das Wasser nach Rubner nicht ein. Doch glaubt Oertel beobachtet zu haben, daß die Größe der Wasserzufuhr beim Menschen auch von Bedeutung für die Ablagerung bezw. den Schwund des Körperfettes ist.

Bedeutung der Mineralstoffe für die Ernährung. Ein Gemisch aus Wasser, Eiweiß, Fett und Kohlehydraten ist indes, selbst wenn die einzelnen Nährstoffe sich im geeigneten Verhältnis zu einander befinden und ihre Menge für den Bedarf genügt, noch keine Nahrung, d. h. vermag für sich noch nicht das Leben zu unterhalten; zur Deckung der durch die Ausscheidungen gesetzten ständigen Verluste und zum Aufbau organisierten Gewebes bedarf der Tierkörper neben den eigentlichen Nährstoffen noch der Zufuhr anorganischer Salze (Salina), der sog. Nährsalze, hauptsächlich der Verbindungen von Natron, Kali und Kalk mit Chlor und Phosphorsäure (S. 126), auch Magnesium und etwas Eisen. Von den Alkalien finden sich die Kalisalze hauptsächlich in den Organen, die Natronsalze in den Säften. Chlornatrium bildet den Hauptbestandteil in der Asche aller tierischen Säfte und findet sich auch, aber viel spärlicher, in den Geweben. Durch den Harn gelangen beim Menschen etwa 13 g, beim Pferde rund 25 g, bei einem großen Hunde etwa 2 g Chlornatrium täglich zur Ausscheidung, ebenso findet es sich im Schweiß, in den Tränen etc. Diese Verluste müssen durch Zufuhr von Chlornatrium mit der Nahrung gedeckt werden. Bei Salzhunger wird zuerst noch ziemlich viel, vom dritten oder vierten Tage ab nur wenig Salz ausgeschieden,

indem die Gewebe, wenn ihr Salzgehalt unter eine bestimmte Grenze gesunken ist, nunmehr mit Zähigkeit ihre Salze zurückhalten (S. 242). Wird nach mehrtägigem Salzhunger wieder Chlornatrium zugeführt, so halten die Gewebe das Salz so lange zurück, bis sie auf ihren früheren Salzgehalt gelangt sind, und erst dann steigt die Salzausfuhr entsprechend der Salzeinfuhr an. Im Ueberschuß aufgenommenes Salz wird schnell durch den Harn ausgeschieden; gleichzeitig beobachtet man eine um ein Geringes vermehrte N-Ausscheidung durch den Harn. Der Kalisalze, und zwar des Chlorkaliums und des phosphorsauren Kaliums bedarf nach Kemmerich der Organismus zu seinem Wachstum, insbesondere zum Ansatz des an Kali reichen Fleisches (S. 293). Ein bei sonst ausreichender Ernährung im Stickstoffgleichgewicht befindlicher Hund geht, wie Forster gezeigt hat, nach 4—5 Wochen zu Grunde, sobald die Zufuhr von Salzen: Kali, Natron, Kalk in Verbindung mit Chlor- und Phosphorsäure längere Zeit ganz unterbrochen wird oder auch nur unter eine gewisse Grenze sinkt. Bei dem an Salz- oder Aschenhunger verendeten Hunde hatte die Asche der Organe: vom Blute um $^3/_{10}$, vom Muskel um $^1/_{16}$ abgenommen; der stärkste Verlust an Phosphorsäure traf auf die Knochen.

Der Phosphate, insbesondere des Calciumphosphates, in geringerem Maße des Magnesiumphosphates bedarf der Organismus zum Aufbau seines Knochengerüstes. Für diesen Phosphoransatz sind die phosphorhaltigen Nukleoalbumine (Kasein der Milch, S. 14) von Bedeutung; Milch ist die Nahrung des wachsenden, knochenbildenden Säuglings. Ferner bedarf der Organismus des Eisens, wenn auch nur einer winzigen Menge, zur Bildung des Hämoglobins (S. 20) der roten Blutkörperchen.

Entzieht man der Nahrung die Phosphate des Kalks, so bilden sich Knochenerkrankungen aus, wie die Versuche von Haubner, E. Voit u. a. lehren, und zwar Knochenverdünnung oder -Schwund, Osteoporose, bei jungen rasch wachsenden Tieren mit mangelhafter Verknöcherung des Skeletts und mit Wucherung der unverkalkten Knorpel einhergehend, „Rachitis“. Gibt man Rindern ein Futter, das wenig Kalk enthält, z. B. Rüben, oder die beim Branntweinbrennen als Rückstand bleibende Schlempe (S. 300), so werden die Knochen dünn, können dann das Gewicht des Körpers nicht mehr tragen, und so kommt es leicht zu Knochenbrüchen. Erhält dagegen das Vieh reichlich Klee und Heu, die viel Kalksalze enthalten, so tritt jene Knochenkrankheit nicht auf. Es ist bemerkenswert, daß sich in der Milchasche (S. 270) verhältnismäßig viel Calciumphosphat zum Aufbau des Skeletts des jungen Tieres findet.

Glücklicherweise braucht in den meisten Fällen für Zufuhr der einzelnen Aschebestandteile nicht eigens Sorge getragen zu werden, weil, wie die Erfahrung lehrt, in der dem Pflanzen- und Tierreiche entlehnten sog. gemischten Kost des Menschen, welche den Bedarf an Eiweiß und Fett deckt, für gewöhnlich genügend Mineralstoffe, häufig sogar ein Ueberschuß davon vorhanden ist.

Der Einfluß der sog. Genußmittel, wie Gewürze (Condi-

menta, so Kochsalz, Pfeffer, Senf, Zwiebel u. a.), Fleischbrühe, Kaffee, Tee, alkoholischen Getränke (Wein, Branntwein, Bier), Säuren (Essig, Zitronensäure), ätherischen Oele der Pflanzen (Zimt, Kümmel, Vanille u. a.) auf den Stoffwechsel ist darin zu suchen, daß diese Stoffe, die weder Nährstoffe noch an sich für den Körper erforderlich sind, durch Einwirkung auf die Geruchs- und Geschmacksnerven das Verlangen nach Nahrung, „Appetit", sowie die Sekretion der Verdauungsäfte (S. 140, 144), oder die Herztätigkeit, oder endlich das Zentralnervensystem anregen und dadurch teils die Verdauung und Resorption (S. 212) befördern, teils eine vorübergehend erhöhte Leistungsfähigkeit oder wenigstens ein gesteigertes Kraftgefühl bewirken. Von diesen Stoffen treten einige unverändert mit dem Harn heraus. Was insbesondere den Alkohol (Aethylalkohol) angeht, so ist sicher, daß er im Körper schnell und bis auf geringe Mengen (etwa 10 pCt.) verbrennt; er könnte daher für Kohlehydrate und Fette als Energiequelle eintreten. Doch wirken größere Dosen giftig. Kleine Gaben indessen sollen die Eiweißzersetzung vermindern und die Ausnützung der Nahrung begünstigen. Gewöhnlich wird aber der Alkohol nicht als Nahrungstoff, sondern wegen seiner anregenden und erheiternden Wirkung auf die Psyche genossen.

Der Einfluß körperlicher Arbeit auf den Stoffwechsel kann erst bei der Frage nach den Zersetzungsvorgängen im tätigen Muskel eingehender besprochen werden. Hier sei nur die Tatsache angeführt, daß der infolge von Arbeitsleistung gesteigerte Stoffverbrauch im Körper in erster Linie die stickstofffreien Stoffe trifft; bei der Muskeltätigkeit werden die Kohlehydrate des Muskels und Körperfett verbraucht und erst nach deren Verbrauch resp. beim fettarmen Organismus die eigentliche Muskelsubstanz angegriffen. Bei dem nämlichen Arbeiter von 70 Kilo Körpergewicht (S. 283) haben Pettenkofer und C. Voit, als er bei derselben gemischten Kost kräftig arbeitete, die Einnahmen und Ausgaben analysiert.

Er nahm wie bei Ruhe auf, insgesamt:

137 g Eiweiß	} mit 19·5 g N	
117 „ Fett	} und 315·5 „ C	
352 „ Kohlehydrate		
2266 „ Wasser		

und schied aus:

mit dem Harn	17·4 g N,	16·6 g C,	1194 g Wasser,
„ „ Kot	2·1 „ „	14·5 „ „	94 „ „
„ der Respiration	— „ „	309·2 „ „	1412 „ „
im Ganzen	19·5 g N,	336·3 g C,	2700 g Wasser.

Demnach befand sich der Körper im N-Gleichgewicht, gab 434 g Wasser ab und ebenso 20·8 g C = 28 g Fett. Es wurden mithin bei starker Arbeit verbraucht: 137 g Eiweiß, 145 g Fett, 352 g Kohlehydrate, also 80 g Fett oder über das Doppelte mehr als bei Ruhe. Außerdem ist die Wasserausscheidung durch Haut und Lungen um 70 pCt. größer als bei

Körperruhe. Dagegen hat die N-Ausscheidung keine Steigerung erfahren. Wenn somit auch Arbeit und Eiweißverbrauch an sich in keiner direkten Beziehung stehen, so ist doch zur Anbildung und Erhaltung der die Arbeit leistenden eiweißreichen Muskelsubstanz eine reichlichere Eiweißzufuhr als beim ruhenden oder nur leicht arbeitenden Menschen wünschenswert.

Die Zunahme des Kohlenstoff- oder Fettverbrauches infolge der Arbeitsleistung wird am besten durch Steigerung des Fettes oder der Kohlehydrate in der Nahrung gedeckt. Als Kostration des Menschen bei angestrengter schwerer Arbeit sind zu fordern: 120 bis 130 g Eiweiß, 100 g Fett und 500 g Kohlehydrate.

Zur Ausführung mäßiger und mittlerer Arbeit brauchen Ochsen nur Erhaltungsfutter, auf 100 kg Lebendgewicht etwa 120 g Eiweiß, 34 g Fett und 700—800 g Kohlehydrate, bei schwerer Arbeit 180—200 g Eiweiß, 50 g Fett und 1200 g Kohlehydrate. Auch für das Pferd genügt bei mittlerer Arbeit das obige Erhaltungsfutter, bei schwerer Arbeit müssen ihm 180 g Eiweiß, 60 g Fett und 1000 g Kohlehydrate gegeben werden. Für den Karnivoren hat Pflüger gezeigt, daß, wenn ein Hund sich mit Fleischfutter (wenig Kohlehydrate und Fett neben viel Eiweiß) bei Ruhe im Gleichgewicht befindet durch entsprechende ausschließliche Fleischzulage auch bei schwerer Arbeit der stoffliche Mehrbedarf gedeckt werden kann (S. 281).

Einfluß der Temperatur der Luft auf den Stoffverbrauch. Nach den Untersuchungen von Ludwig, Zuntz u. A. ist, zumal bei kleinen Tieren, bei kalter Außenluft die Kohlensäure-Ausscheidung gesteigert (S. 85), also der Fettverbrauch größer, dagegen bei warmer Umgebungstemperatur, entsprechend der ein wenig verminderten Kohlensäure-Ausscheidung, der Fettverbrauch eher kleiner; der Eiweißumsatz ist in beiden Fällen unverändert. Daher ist im kalten Klima der Bedarf an C-reichen Nährstoffen (Fetten, Kohlehydraten) größer als im gemäßigten Klima bei mittlerer Temperatur. Der geringere Fettbedarf bei warmer Außenluft macht auch im Sommer weniger Nahrung, speziell weniger Fette und Kohlehydrate erforderlich als im Winter. Nach Senator, Speck und A. Loewy ist indes beim Menschen eine Zunahme des Stoff(Fett-)verbrauches bei niederer Umgebungstemperatur nur durch die will- und unwillkürlichen Muskelbewegungen und -Spannungen (Zittern etc.) bedingt und bleibt daher aus, wenn letztere durch den Willen unterdrückt werden können.

Der Einfluß des Geschlechtslebens auf den Stoffverbrauch zeigt sich nach den Untersuchungen von Hagemann an Hündinnen darin, daß während der Brunst und in der ersten Hälfte der Trächtigkeit ein erhöhter Eiweißumsatz besteht; dagegen wird im weiteren Verlaufe der Trächtigkeit zum Wachstum des Uterus und der Brustdrüsen, sowie zur Organbildung des Fötus Eiweiß im Körper zurückbehalten, besonders stark in der letzten Woche, desgleichen nach dem Wurf für die Milchbildung. Beraubt man weibliche Tiere der Eierstöcke, so beginnt eine Reihe von Wochen danach ein Absinken des Stoffumsatzes, speziell des Fettverbrauches bis um $1/5$ der Norm, wie A. Loewy und Richter gefunden haben; verfüttert man an solche Tiere Eierstock-

substanz (sog. Oophorin), so steigt der Sauerstoff-Verbrauch wieder bis zur Norm und darüber an. Auch beim männlichen Hunde hat Entfernung der Hoden (Kastration) ein Absinken des Stoffverbrauches bis um $^1/_7$ zur Folge.

Eigentümliche Formen nimmt der Stoffwechsel bei gewissen Kleinlebewesen an. Die Schwefelbakterien (Beggiatoa) bedürfen zu ihrer Existenz des Schwefelwasserstoffes; aus diesem lagern sie in ihrem Protoplasma Schwefel ab, den sie dann zu Schwefelsäure oxydieren. In ähnlicher Weise lagern gewisse Algen (Crenothrix) aus dem im Wasser gelösten Eisenoxydul in ihren Scheiden Eisenoxyd ab. Ueber die Anaëroben s. S. 102.

9. Die Nahrungsmittel.

Durch die Nährstoffe: Wasser, Mineralsalze, Eiweiß, Fett bezw. Kohlehydrate erfolgt der Ersatz der bei den ständig ablaufenden chemischen Umsetzungen zu Verlust gehenden Körperbestandteile. Zu den Nährstoffen gehört, streng genommen, auch der eingeatmete Sauerstoff der Luft, insofern nur durch die chemische Verbindung der oxydablen Nährstoffe (Eiweiß, Fett, Kohlehydrat) mit Sauerstoff die Spannkräfte frei werden, welche die Leistungen des Organismus ermöglichen. Daß der Organismus keinen dieser Nährstoffe für längere Zeit entbehren kann, daß er, wenn die Zufuhr auch nur eines derselben für längere Zeit unterbleibt, zumeist zu Grunde geht, ist oben ausgeführt worden (S. 126). Nur in seltenen Fällen nehmen indes die Tiere die Nährstoffe als solche zu sich, am häufigsten in Form der Nahrungsmittel. Unter Nahrungsmittel versteht man einen in der Natur vorkommenden oder technisch hergestellten Komplex von allerlei Nährstoffen (S. 122). Die besten Nahrungsmittel werden nun diejenigen sein, welche sowohl Eiweißstoffe als Fette, als Kohlehydrate und Salze enthalten. Solche Nahrungsmittel finden sich im Tier- wie im Pflanzenreiche; man bezeichnet jene als animalische, diese als vegetabilische Nahrungsmittel. Zu ersteren gehören namentlich Milch, Fleisch, Eier, zu letzteren Getreidekörner (Cerealien), Hülsenfrüchte, Kartoffeln, Gemüse, Obstfrüchte und Futterkräuter. Der Wert dieser Nahrungsmittel hängt einmal ab von ihrem absoluten Gehalt an Nährstoffen, ferner von der Verdaulichkeit der darin enthaltenen Nährstoffe, d. h. von der Größe ihrer Ausnutzung im Darm (S. 190). Letzteres Moment allein erklärt es, weshalb dasselbe Nahrungsmittel für die Karni- und Omnivoren nur geringwertig, für die Herbivoren dagegen sehr schätzbar ist, wie die unenthülsten Getreidekörner, und umgekehrt, warum das Fleisch ein vorzügliches Nahrungsmittel für Karnivoren und den Menschen ist, ein schlechtes für den Herbivoren, endlich Gras, Heu und Stroh für diese ein wertvolles, für jene ein, weil absolut unverdauliches, nicht nur wertloses, sondern die Verdauung der anderen Nährstoffe störendes Futtermittel ist.

Animalische Nahrungsmittel. Unter ihnen steht obenan

die Milch. Die Kuhmilch enthält im Durchschnitt (S. 271) in 100 Teilen: 87·5 T. Wasser, 3·5 T. Eiweiß, 3·7 T. Fett, 4·8 T. Zucker und 0·7 T. Asche. In der Asche findet sich vorwiegend Kaliumphosphat, Calciumphosphat und Chlorkalium, wenig Chlornatrium, außerdem konstant etwas Eisenoxyd. Die Milch ist nicht allein ein Nahrungsmittel, indem sie alle Nährstoffe in geeigneter Mischung enthält, sie ist vielmehr auch, wie schon W. Prout hervorgehoben hat, eine Nahrung, insofern man darunter ein Gemisch von Nährstoffen, Nahrungsmitteln und Genußstoffen versteht, das den Bestand des Körpers völlig erhalten kann. Alle Säugetiere nehmen in der ersten Zeit ihres extrauterinen Lebens nur Milch zu sich und erhalten sich damit nicht nur auf ihrem Bestande, sondern wachsen dabei schneller als je in späteren Zeiten. Der Erwachsene dagegen kann selbst mit 2 $^1/_2$—3 Litern Milch pro Tag sich kaum auf Stickstoff- und Körpergleichgewicht erhalten. Die Butter, die aus dem Rahm der Milch gewonnen wird (S. 269), ist ein wertvoller Nährstoff, da sie zu 82—83 pCt. aus den Milchfetten (nebst 10—15 pCt. Wasser und $^3/_4$ pCt. Eiweiß) besteht. Die nach dem Buttern zurückbleibende Milch, die sog. Buttermilch, ist ein gegenüber der Milch um so minderwertiges Nahrungsmittel, je mehr Fett ihr bei der Butterbereitung entzogen worden ist. Da sie indes das Eiweiß, den Zucker und die Salze der Milch enthält, ist sie ein wertvoller Zusatz zu eiweißarmen Nahrungsmitteln; durch die Milchsäure enthält sie einen erfrischenden Geschmack. Der Käse besteht aus dem, sei es durch die spontane saure Gärung oder durch Hinzufügen von Labsaft (S. 148) ausgefällten Kasein und Fett der Milch; an sich ein wertvolles Nahrungsmittel, insofern er rund 30 pCt. Eiweiß und 7 bis 30 pCt. Fett, beide in gut resorbierbarer Form enthält, ist er vorzüglich geeignet, beim Zusatz zu eiweiß- und fettarmen Nahrungsmitteln, wie wir solchen in den Vegetabilien noch begegnen werden (Reis, Kartoffeln), diese zu einer für den Bedarf des Organismus ausreichenden Nahrung zu ergänzen. Die vom Fett und Kasein befreite Milch, die sog. Molken, haben einen gewissen Nährwert, insofern sie den gesamten Zucker und den größten Teil der Milchsalze (insbesondere das Kalium- und Calciumphosphat der Milch) enthalten; als Zucker, Salze und häufig Säuren (Milchsäure) enthaltende wäßrige Lösung regen sie die Darmperistaltik an und wirken gelinde abführend.

Fleisch. Was man im gewöhnlichen Leben „Fleisch" nennt, sind die Muskeln der Schlachttiere (Wiederkäuer, einzelner Nager und Dickhäuter), sowie der Vögel und Fische; doch rechnet man auch die Weichteile (Leber, Niere, Milz, Lunge) hierher. Das gewöhnliche fettarme Fleisch enthält im Durchschnitt 75 pCt. Wasser und 25 pCt. feste Stoffe; von letzteren sind 19 pCt. Eiweiß, 1·5 pCt. leimgebende Substanz, 1·5 pCt. Fett, $^1/_4$—1 pCt. Kohlehydrate (Glykogen, Zucker) und 1·3 pCt. Asche. Die letztere enthält saures phosphorsaures Kali zu $^3/_4$, ferner Erdphosphate zu $^1/_{13}$, Chloralkalien zu $^1/_{15}$ und endlich Eisenoxyd zu $^1/_{100}$.

In 100 Teilen Fleisch:	Rind	Kalb	Schwein (mager)	Schwein (sehr fett)	Huhn	Hecht
Wasser	76·7	75·6	72·6	42·8	70·8	79·3
Feste Stoffe . .	23·3	24·4	27·4	57·1	29·2	20·7
Eiweiß + Glutin .	20·0	19·4	19·9	10·5	22·7	18·3
Fett	1·5	2·9	6·2	45·5	4·1	7·0
Kohlehydrate .	0·6	0·8	0·6	0·3	1·3	0·9
Salze	1·2	1·3	1·1	0·8	1·1	0·8

Das Fleisch zeichnet sich durch seinen großen Eiweißgehalt aus, der den der Milch um das Sechs- bis Fünfzehnfache übertrifft. Am eiweißreichsten ist das Fleisch der Vögel, dann folgt das der Säugetiere; das Fischfleisch ist etwas ärmer, enthält aber noch 18 pCt. Eiweiß. Eine Nahrung bildet das Fleisch nur für den Karnivoren (S. 126), aber auch dieser muß, um seinen Bedarf an Kohlenstoff zu decken, sehr große Mengen davon verzehren, wodurch wiederum der Eiweißzerfall enorm gesteigert wird (S. 281). Gibt man aber neben Fleisch noch Fett oder Kohlehydrate, so läßt sich eine ausreichende Ernährung schon mit viel geringeren Fleischmengen erreichen (S 282). Für den Menschen ist eine gemischte Kost, also eine aus Fleisch und Fett resp. Kohlehydraten bestehende Nahrung als besonders zweckmäßig befunden worden (S. 284), für ihn ist daher fettes Fleisch mit einer Beigabe von Kohlehydraten eine Nahrung. Daß das zubereitete, gekochte oder gebratene Fleisch am besten der Magenverdauung unterliegt, haben wir schon gesehen (S. 154). Rohes Fleisch wird, wenn es nur genügend fein zerkleinert ist, sodaß es den Verdauungsäften eine möglichst große Oberfläche darbietet, also in Form des fein gehackten oder gewiegten Fleisches im Darm des gesunden Menschen fast vollständig ausgenutzt; nur läuft man beim Genuß rohen Fleisches Gefahr, die nicht selten darin vorkommenden Entozoën (Trichinen, Bandwurmfinnen) mit in den Körper einzuführen; erst durch längeres Kochen werden die Entozoën sicher getötet.

Die Zubereitung des Fleisches, wie sie in der Küche üblich ist, kann auf verschiedene Weise erfolgen. Bringt man Fleisch in kaltes Wasser, so gehen in Lösung ein Teil der anorganischen Salze, das darin vorhandene lösliche Eiweiß (Albumin) und die Extraktivstoffe des Fleisches, welch letztere etwa zu 1 pCt sich im Fleische finden, so Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin und die sog. Phosphorfleischsäure, außerdem die im Schlachtfleische vorkommende Milchsäure. Schon bei 45^0 gerinnt ein kleiner, bei 70^0 der bei weitem größere Teil des löslichen Eiweißes und des Hämoglobins und gibt ein braunes schaumiges Gerinnsel, das dann meistens abgeschöpft wird; der dadurch bedingte Verlust an Nährwert ist indes kaum in Anschlag zu bringen. In dem Maße als das Wasser heißer wird, löst sich darin aus dem Bindegewebe Leim auf, weiter gerinnen unter der Einwirkung des heißen Wassers die oberflächlichen Eiweißschichten des Fleisches und verwehren so dem Muskelsafte den weiteren Austritt. Das ausgekochte, wenn auch etwas zähe und derbfaserige

Fleisch hat einen nicht unbedeutenden Nährwert, da es noch $^7/_8$ vom Eiweiß und einen kleinen Teil der Fleischsalze enthält; auch wird es im Darm fast vollständig verwertet; unter Zusatz von Fett und Salzen einer hohen Temperatur ausgesetzt, wird es wieder zu einem wertvollen Nahrungsmittel. Bringt man Fleisch direkt in siedendes Wasser, so gerinnt es an der Oberfläche und läßt nur wenig Muskelsaft austreten. Will man dem Fleische seine Nährstoffe vollständig erhalten, so brät man es, d. h. man setzt es möglichst rasch und in großen Stücken ohne Zusatz von Wasser, vorteilhaft unter Beigabe von Fett, einer hohen Temperatur aus; durch die Einwirkung der hohen Temperatur erfolgt sehr schnell eine Gerinnung des Eiweißes an der Oberfläche, dann wird der rote Farbstoff (Blutfarbstoff) zerlegt, das Fleisch bräunt sich; auch entstehen dabei eine Anzahl scharf schmeckender und riechender Stoffe, die der Bratenkruste Würze verleihen.

Um Fleisch für längere Zeit zu konservieren, wird es (nach dem Verfahren des Kaufmanns Pökel im 15. Jahrhundert) mit Kochsalz (und etwas Salpeter) reichlich versetzt, „eingepökelt“; starke Salzlösungen verhindern die Fäulnis. Durch das Einsalzen verliert das Fleisch an Nährwert, indem ein Teil des Fleischsaftes in die Salzlake übergeht. Beim Räuchern wird das Fleisch durch die hohe Temperatur oberflächlich koaguliert und zugleich mit den im Rauch enthaltenen Stoffen imprägniert, von denen einige, wie das Kreosot und brenzliche Oele, energisch fäulniswidrig wirken.

Die Fleischbrühe, durch Kochen des Fleisches mit Wasser hergestellt, reagiert sauer und enthält außer den Extraktivstoffen des Fleisches: Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin, Phosphorfleisch- und Milchsäure, sowie den löslichen Salzen ($^4/_5$ der gesamten Fleischsalze), insbesondere saurem phosphorsauren Kali und Chlorkalium noch einen je nach der Menge des Bindegewebes im Fleisch variierenden Gehalt an Leim, der im Kalbfleisch am größten ist, etwas Fett in Gestalt der auf der sauren Flüssigkeit schwimmenden Fettaugen und einige nicht näher gekannte riechende und schmeckende Stoffe. Eine gute Fleischbrühe soll 2 pCt. aufgelöster Stoffe und davon $^3/_4$ an organischen Substanzen enthalten. Der Nährwert der so hergestellten Fleischbrühe ist, da sie weder Eiweißstoffe noch Fette, noch Kohlehydrate in beachtenswerter Menge enthält, hauptsächlich in ihrem Gehalt an Nährsalzen, insbesondere denjenigen, welche sich in den Geweben und in den Blutkörperchen vorfinden, den Kalisalzen in Verbindung mit Phosphorsäure zu suchen. Die Fleischbrühe ist infolge ihres Gehaltes an Extraktivstoffen und Kalisalzen ein Genußmittel, insofern durch Erregung der Geschmacks- und Geruchsnerven der Appetit, die Abscheidung der Verdauungsäfte (Magensaft, S. 144), sowie die Herz- und Nerventätigkeit angeregt wird (S. 290); außerdem führt sie dem Körper wichtige Nährsalze zu.

Das fabrikmäßig hergestellte Fleischextrakt Liebig's, aus dem durch Verdünnen mit Wasser schnell eine Fleischbrühe hergestellt oder durch dessen Zusatz zu einer Fleischbrühe diese kräftiger gemacht werden kann, enthält im Durchschnitt 22 pCt. Wasser und 78 pCt. festen Rückstand; von letzterem sind 61 pCt. organische Stoffe (darunter nach Kemmerich auch Albumosen

und Glykogen) und 17 pCt. anorganische Salze. Er bildet, richtig hergestellt, ebenfalls ein wertvolles Genußmittel.

Brüht man, wie dies in England geschieht, das Fleisch nur mit Wasser von 50—60° C., so geht ein beträchtlicher Teil der Eiweißkörper, deren Gerinnung erst bei 75° erfolgt, wie das Albumin in Lösung, und dann hat diese Bouillon, „beef-tea", auch einen viel größeren Nährwert, da sie gewöhnliche Fleischbrühe nebst einem Teil des Fleischeiweißes ist.

Die Eier der Vögel, insbesondere der Hühner sind sehr geschätzte und beliebte Nahrungsmittel; des Genaueren werden wir sie bei der Lehre von der Zeugung betrachten. Sieht man von der Schale ab, die fast nur aus kohlensaurem Kalk besteht, so enthalten 100 g Eisubstanz 73·7 pCt. Wasser und 26·3 pCt. feste Stoffe. Von letzteren sind Eiweißstoffe (Eieralbumin, Vitellin, [ein Proteid, S. 14] und N-haltige Extraktivstoffe) 12·6 pCt., Fette (Palmitin und Olein, ferner Lecithin und Cholesterin) 12·1 pCt., etwas Traubenzucker und 1 pCt. Asche (phosphorsaures Kali, Chlornatrium, etwas Eisenoxyd). Ihr Nährwert ist um so größer, als ihr Eiweiß und ihr Fett im Darm des gesunden Menschen fast ganz zur Ausnutzung gelangt (S. 190). In Bezug auf den Nährwert kommt nach C. Voit ein Ei etwa 40 g fettem Fleisch gleich, sodaß mit 18 Eiern pro Tag der Eiweißbedarf eines erwachsenen Menschen gedeckt wird; an verdaulichem Eiweiß und Fett enthält ein Ei etwa ebenso viel als 150 g Kuhmilch. Hart gekochte Eier werden vom Magensaft (S. 146) leicht angegriffen, vorausgesetzt, daß sie, genügend klein geschnitten, den Verdauungsäften eine große Oberfläche darbieten. Noch leichter verdaulich sind weich gekochte Eier. Auch rohe Eier werden vom gesunden Magen zumeist gut vertragen, noch besser, wenn man sie durch Eintropfen in heißes Wasser oder heiße Fleischbrühe zur flockigen Gerinnung bringt.

Die vegetabilischen Nahrungsmittel unterscheiden sich, worauf schon wiederholt hingewiesen worden ist, einmal dadurch, daß sie die stickstofflosen Nährstoffe, hauptsächlich Kohlehydrate außerordentlich reichlich enthalten, daß die Nährstoffe ferner in den von den Verdauungsäften kaum angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossen sind, und daß endlich neben den Nährstoffen sich eine bald mehr oder weniger beträchtliche Menge von Unverdaulichem darin vorfindet, welche die Arbeit des Darmkanals erschwert. Es sind daher bei ausreichender Pflanzenkost beim Menschen wie bei Tieren die Kotmengen weit größer als bei ausreichender Fleischkost; die pflanzliche Nahrung wird schlechter im Darmkanal ausgenutzt.

Die Pflanzeneiweiße scheinen sich nach Hoppe-Seyler und Weyl von den tierischen Proteinstoffen nicht wesentlich zu unterscheiden. Es kommen in den Pflanzen vor: einmal in Wasser lösliche, in der Siedehitze gerinnende native Eiweißstoffe, Albumine, ferner Globuline (S. 14), die in Wasser unlöslich, in Salzlösungen löslich sind und Kleber, Legumin, Konglutin u. a. benannt worden sind. Außerdem scheint noch eine spontan gerinnende Eiweißart vorzukommen „Pflanzenfibrin".

Die Hauptgruppen der pflanzlichen Nahrungsmittel

sind: die Samen der Getreidearten oder Cerealien, die Hülsenfrüchte oder Leguminosen, die Gemüsearten, die Kartoffeln und die Obstfrüchte, endlich die Futtermittel (Heu, Gras, Stroh).

Die Cerealien: Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Mais, Reis und Hirse sind, soweit die Geschichte reicht, als wertvolle Nahrungs- und Futtermittel verwendet worden. Ihre chemische Zusammensetzung weist nicht unbeträchtliche Schwankungen auf, teils durch die Kultur, teils durch die klimatischen und Bodenverhältnisse bedingt. Beifolgende Tabelle gibt ihre durchschnittliche Zusammensetzung (nach J. König).

In 100 Teilen;	Weizen	Roggen	Gerste	Hafer	Reis (Kochreis)	Mais	Hirse
Wasser	13·6	15·1	13·8	12·4	13·7	13·1	11·0
Eiweiß	12·4	11·5	11·1	10·4	6·3	9·9	10·8
Fett	1·8	1·8	2·2	5·2	0·9	4·6	5·5
Kohlehydrate . .	67·9	67·8	64·9	57·8	77·5	68·4	66·8
Rohfaser(Cellulose)	2·5	2·0	5·3	11·2	0·6	2·5	2·6
Asche	1·8	1·8	2·7	3·0	1·0	1·5	2·4

Die Getreidekörner haben eine äußere, aus Cellulose bestehende Fruchthülle. Um die Verdaulichkeit des Inhaltes zu erleichtern, wird künstlich durch das Mahlen die Cellulosenkapsel gesprengt, und zugleich der Inhalt in ein feines Pulver verwandelt, das man Mehl nennt. Das Mehl enthält 10—14 pCt. Eiweiß und 65—70 pCt. Kohlehydrate.

Beim Sprengen der aus Cellulose und Kieselerde bestehenden Kapsel bleibt an deren Innenfläche eine bald dickere bald dünnere Schicht des eigentlichen Korns haften, sodaß die vom Mehl getrennte Hülse einen wechselnden Gehalt an Eiweiß und Stärke enthält und als „Kleie" zum Viehfutter benutzt wird. Weizenkleie enthält im Durchschnitt 13·5 pCt. Eiweiß, 2·5 pCt. Fett, 31·6 pCt. Kohlehydrate, 30·8 pCt. Rohfaser; Kleie eignet sich infolge ihres erheblichen und reichlichen Kohlehydratgehaltes als Milch- und Mastfutterstoff (S. 285) für Rinder und Schafe.

Die Bereitung des Brotes beruht im wesentlichen darauf, daß das Mehl, in der Regel Weizen- oder Roggenmehl, mit Wasser zu einem dicken Brei, dem Teig angerührt wird. Ein richtiger Brotteig muß eine gewisse Klebrigkeit besitzen, diese erhält er durch das Getreideeiweiß, den Kleber, der eine Mischung von drei Eiweißstoffen darstellt (Glutenfibrin, Gliadin und Mucedin). Darum eignen sich nur solche Mehlsorten zum Brotbacken, welche reich an Kleber sind, d. s. Weizen- und Roggenmehl. Der Teig wird dann mit Hefe, Bierhefe bezw. Preßhefe, versetzt (in früheren Zeiten Sauerteig) und wird bei mittlerer Temperatur (ca. 30° C.) der Gärung überlassen. Ein Teil des Stärkemehls wird durch ein im Brotmehl enthaltenes, diastatisches Ferment „Cerealin" in Dextrin und Zucker

(Maltose) übergeführt; der Zucker zerfällt weiterhin in Alkohol und Kohlensäure (S. 130), welch letztere in Gasform zu entweichen strebt und den zähen Teig lockert und blasig auftreibt. Der weiteren Gärung wird dadurch ein Ende gemacht, daß der Teig einer hohen Temperatur ausgesetzt, gebacken wird. Dabei dehnen sich die im Teig enthaltenen Gasblasen (Kohlensäure, Alkohol) durch die Hitze noch mehr aus und geben dem Brot jene lockere Beschaffenheit, vermöge deren es leichter von den Verdauungsäften imbibiert und angegriffen wird. Zugleich wird durch die hohe Temperatur die Rindenschicht des Teiges unter Wasserverlust und teilweiser Röstung in eine braune Kruste verwandelt, die sehr dextrinreich ist und ihren würzigen Geschmack den gebildeten Zersetzungsprodukten (Karamel, Röstzucker) verdankt. Der Nährwert des Brotes hängt ab einmal von seiner Ausnutzung im Darm (S. 190), sodann von seinem Gehalt an Eiweiß und Stärke, etwaigen Beimengungen der Rohfaserhülle u. A. Weizenbrot (Weißbrot) wird im Darm besser ausgenutzt als Roggenbrot (Schwarzbrot). Weißbrot enthält im Mittel (in 65 T. Trockensubstanz) 7·5 T. Eiweiß, 1 T. Fett, 55 T. Kohlehydrate; Schwarzbrot (in nur 60 T. Trockensubstanz) 7 T. Eiweiß, 0·5 T. Fett, 50 T. Kohlehydrate. Ein erwachsener Mensch würde, wollte er sich allein von Brot ernähren, 1·5 kg Brot brauchen, nur um seinen Eiweißbedarf zu decken. Eine gute gemischte Kost, die sowohl den Eiweiß- als den Kohlenstoffbedarf des Menschen bei Ruhe oder leichter Arbeit deckt und den Darm nicht übermäßig belastet, bildet die Kombination von 350 g Fleisch, 600 g Brot und 100 g Butter (darin sind 110 g Eiweiß, 100 g Fett, 300 g Kohlehydrate).

Die aus dem ganzen Roggenkorn (Mehl und Kleie) hergestellten sogenannten Schrotbrote (Pumpernickel, Kommis- oder Soldatenbrote) enthalten neben $7^1/_2$ pCt. Eiweiß und 45—49 pCt. Kohlehydraten noch 1—5 pCt. Rohfaser (Cellulose). Infolge der Beimengung von Cellulose und der sauren Gärung der Kohlehydrate im Darm wird bis zu $^1/_3$ vom Eiweiß und $^1/_{10}$ von den Kohlehydraten unbenutzt mit dem Kot ausgestoßen. Dafür fördert die Cellulose die Darmperistaltik und beugt der Verstopfung vor.

Mais und Reis sind außerordentlich reich an Stärkemehl, dagegen ärmer an Eiweiß, als Weizen und Roggen; sie stehen daher an Nährwert dem Mehl nach. In der Regel werden sie nicht roh genossen, sondern nachdem sie mit Wasser gekocht sind, wobei ihr Stärkemehl teils aufquillt, teils in lösliche Stärke übergeht. So zubereitet, wird ihre Stärke und ihr Fett bis auf Spuren, ihr Eiweiß zu 85 pCt. resorbiert. In manchen Gegenden wird Mais dem Roggen zur Herstellung von Brotmehlen zugesetzt.

Wegen seines reichen Gehaltes an Kohlehydraten neben ausreichender Eiweißmenge eignet sich der Mais als Mastfutterstoff für Rinder, Schafe und Schweine. In neuerer Zeit ist, zum Teil mit Erfolg, Mais als Futtermittel für Pferde versucht worden.

Gerste und Hafer sind vortreffliche Futtermittel insbesondere für Pferde, die bei starker Arbeit auf eine große Zufuhr von Fett oder Kohlehydraten an-

gewiesen sind (S. 291). Ihr reichlicher Gehalt an Kohlehydraten, ihr hoher Eiweiß- und mäßiger Fettgehalt macht das Körnerfutter zu einem sehr konzentrierten. Ihre Ausnutzung im Darm ist auch erheblich größer als die anderer Futtermittel.

Den Cerealien am nächsten stehen die Leguminosen: Erbsen, Linsen, Bohnen; sie enthalten unter den pflanzlichen Nahrungsmitteln am reichlichsten Eiweiß (bes. Legumin, ein Pflanzenkaseïn). Sind sie durch Kochen mit Wasser gequollen und ihre Hülse gesprengt, so werden von ihrem Eiweiß etwa 85 pCt., ihr Fett und Stärkemehl fast vollständig im Darm des Menschen resorbiert. In sehr fein verteilter und gequollener Form, als Suppen, sind daher die Leguminosen schätzbare Nahrungsmittel. Von viel geringerem Nährwert sind schon die Kartoffeln; von ihrem spärlich vorhandenen Eiweiß verläßt ungünstigsten Falles der dritte Teil unverdaut den Körper (S. 191).

In 100 Teilen:	Linsen	Erbsen	Bohnen	Kartoffeln
Wasser	12·5	14·3	14·8	76·0
Eiweiß	24·8	22·6	23·7	2·0
Fett	1·9	1·7	1·6	0·2
Kohlehydrate	54·8	53·2	49·3	20·6
Holzfaser	3·6	5·5	7·5	0·7
Asche	2·4	2·7	3·1	1·0

Im Reis und vollends in den Kartoffeln kommt auf einen großen Gehalt an Stärke nur wenig Eiweiß. Wollte daher ein Mensch sich allein von diesen Stoffen ernähren, so brauchte er, um sich die erforderliche Menge von Eiweiß zuzuführen, $1^3/_4$ kg Reis oder 4·5 kg Kartoffeln. Sind schon die Reismengen sehr groß, sodaß sie der Darm des Menschen schwer bewältigen kann, so werden vollends die an Kartoffeln erforderlichen Quantitäten, auch nur für kurze Zeit, nicht vertragen. Zudem erhält dabei der Körper einen Ueberschuß an Amylaceen, die im Darm der sauren Gärung anheimfallend Diarrhoen veranlassen (S. 219). Daher gibt man zu diesen Nahrungsmitteln zweckmäßig Eiweiß z. B. in Form von Fischen (Häringen) oder noch besser Eiweiß und Fett in Form von Käse oder Buttermilch hinzu und stellt so mit kleineren Mengen von Reis resp. Kartoffeln das zuträgliche Nährstoffverhältnis her.

Infolge ihres großen Gehaltes an Kohlehydraten stellen die Kartoffeln ein ausgezeichnetes Mastfutter (S. 287) für Schweine und Schafe vor. Als Futtermittel sind auch die Runkelrüben und die Feldrüben (Feldmöhren) mit 1 pCt. Eiweiß und 10 pCt. Kohlehydraten gut zu verwerten.

Die Gemüse, wie die verschiedenen Kohlarten, die Rüben, der Spargel enthalten 80—92 pCt. Wasser, 1—2 pCt. Eiweißstoffe, 2—4 pCt. Stärke resp. Pflanzengummi, etwas Zucker und etwa $1—1^1/_2$ pCt. Cellulose. Ihr Nährwert ist daher ein nur geringer;

deshalb werden sie meistens als Zuspeisen zu nährstoffreicheren Mitteln (Fleisch, Eier) genossen. Wegen ihrer Schmackhaftigkeit sind sie ebenso wie die Obstfrüchte (Birnen, Aepfel, Pflaumen u. a.) auch Genußmittel. Obst enthält im Mittel Wasser 85, Eiweiß 0·5, Kohlehydrate (Zucker, Pektinstoffe) 10, Cellulose 4, Salze 0·5 pCt.

Von den Futtermitteln endlich verdienen Grünfutter (Gras, Klee, Lupinen) und Rauhfutter (Heu, Stroh) Erwähnung: dieselben Pflanzen, welche frisch das Grünfutter liefern, geben im lufttrocknen Zustande das Heu, während die von den Samen durch Ausdreschen befreiten Stengelteile der Cerealien (Hafer, Weizen, Roggen, Gerste) das Stroh liefern. Von der Ausnutzung dieser Futtermittel im Darm der Pflanzenfresser ist bereits die Rede gewesen (S. 190).

In 100 Teilen:	Weidegras	Rotklee	Lupinen	Wiesenheu	Roggenstroh	
					gewöhnliches	gutes
Wasser . . .	75·0	78·0	85·0	13·0	18·6	13·8
Eiweiß	3·0	3·5	3·1	9·5	1·5	3·9
Fett	8·0	0·8	0·4	3·1	1·5	1·0
Kohlehydrate	13·1	8·0	5·7	40·9	32·4	34·7
Holzfaser . .	6·0	8·0	5·1	26·7	43·0	40·1
Asche	2·1	1·7	0·7	6·8	3·0	6·5

Wie viel von diesen einzelnen Futtermitteln resp. von deren Kombination mit Hafer, Kleie, Mais, Gerste etc. als tägliche Ration für die Haustiere erforderlich ist, läßt sich aus dem oben (S. 287) angeführten Kost- und Futtermaaß leicht berechnen; auch ist bereits dort erwähnt worden, daß man bei intendierter Mästung die Kohlehydrate, bei milchliefernden Tieren das Eiweiß im Futter noch vermehren, bei stark arbeitenden Tieren aber alle Nährstoffe, insbesondere Kohlehydrate reichlicher geben muß (S. 291).

Als Futtermittel resp. als Zusatz zu anderem Futter finden eine Reihe von Abfällen aus technischen Gewerben Verwendung. Die bei der Oelgewinnung aus ölhaltigen Samen durch Auspressen derselben als Nebenprodukt gewonnenen Oelkuchen (Raps-, Erdnuß-, Leinkuchen) bilden infolge ihres hohen Eiweißgehaltes (30 pCt. und darüber) einen sehr geeigneten Zusatz zu eiweißarmen Futtermitteln, insbesondere für Jungvieh. Futterkuchen aus Leinsamen-, Mais-, Hafer- und Erbsenmehl scheinen sich als Konserven für Pferde, wenigstens für kurzdauernde Verpflegungsperioden, zu bewähren. Kartoffelschlempe, der Rückstand von der Spiritusfabrikation, ist, mit Stroh, Heu etc. gereicht, wegen ihres Eiweißgehaltes (18—20 pCt. im lufttrocknen Zustande) ein gut zu verwertender Futterstoff. Die bei der Bierbereitung aus Gerste übrig bleibende Gerstenschlempe, die ausgezogenen Malzhülsen oder Biertreber enthalten getrocknet etwa 20 pCt. Eiweiß; sie sind für Rinder und Schweine, weniger für Pferde als Futtermittel geeignet; die rund 17 pCt. Eiweiß bietenden Malzkeime müssen wegen ihrer trocknen Beschaffenheit mit wäßrigen Futtermitteln (Schlempe u. A.) zusammen verabreicht werden. Die abgerahmte saure Milch (Schlickermilch) und das Fleischmehl, die

Rückstände von der Fabrikation des Fleischextraktes, sind ausgezeichnete Futtermittel für Schweine, das Fleischmehl, das bis zu 70 pCt. Eiweiß enthält, ein geeigneter Mastfutterstoff; beide werden im Darm des Schweins vollständig ausgenutzt (S. 191). Neuerdings benutzt man vielfach Fleischmehl auch als Hundefutter, meist mit Getreidemehl oder Kleie vermischt (Hundezwieback, Hundekuchen).

Die pflanzlichen Nahrungsmittel sind durch ihren hohen Kaligehalt ausgezeichnet. Im Durchschnitt enthalten die pflanzlichen Futtermittel 2 bis 8 mal so viel Kali als Natron, und dementsprechend nehmen Pflanzenfresser mit dem täglichen Futter 5—12 mal so viel Kali als Natron auf. Bunge hat abgeleitet, daß diese reichliche Aufnahme von Kalisalzen die Ursache ist, weshalb die Herbivoren ein so großes Kochsalzbedürfnis haben, daß sie ihnen gereichtes Salz mit Begierde lecken. Kohlensaures, phosphorsaures und schwefelsaures Kali setzen sich in Lösungen, die gleichzeitig Kochsalz enthalten, bei Körpertemperatur teilweise derart um, daß kohlensaures, phosphorsaures und schwefelsaures Natron neben Chlorkalium entsteht. Dieser Austausch zwischen den resorbierten Kalisalzen und dem Kochsalz findet auch im Blute und in den Gewebsäften statt, und indem das Blut sich dieser „heterogenen“ Salze durch den Harn entledigt, büßt der Organismus der Herbivoren dauernd sowohl Natrium als Chlor ein, daher ihre Gier nach Kochsalz. Manche Herbivoren, z. B. Kaninchen, zeigen indes durchaus kein solches Verlangen.

10. Die chemischen Prozesse im Tierkörper.

Vom Wasser und den Mineralsalzen abgesehen, die in den Einnahmen und den Ausgaben des Tierkörpers in gleicher Weise anzutreffen sind, bestehen die Hauptbestandteile der tierischen Nahrung bezw. des Tierleibes aus organischen, hoch zusammengesetzten und niedrig oxydierten Verbindungen, den Eiweißkörpern, den Fetten und den Kohlehydraten, während die Ausscheidungen vorwiegend Stoffe enthalten, die entweder gar keine organischen mehr sind, wie die Kohlensäure und das Wasser, oder gleichsam auf der Grenze von Anorganischem und Organischem stehen, wie der Harnstoff, das Biamid der Kohlensäure, der außerordentlich leicht in Kohlensäure und Ammoniak zerfällt (S. 236). Nun ist schon bei der Lehre von der Atmung entwickelt worden, daß jeder tierische Organismus der ständigen Zufuhr von Sauerstoff zur Unterhaltung seiner Lebensprozesse bedarf (S. 76, 101). Bei den Wirbeltieren, die in ihrem Blute rote Blutkörperchen führen, tritt der Sauerstoff der Luft in lockere chemische Bindung an das Hämoglobin der roten Blutkörperchen. Das mit Sauerstoff fast gesättigte (S. 94) arterielle Blut erleidet auf dem Wege bis zu den Kapillaren keinen nennenswerten Verlust seines Sauerstoffgehaltes, während das venöse Blut einen erheblichen Mindergehalt an Sauerstoff gegenüber dem arteriellen aufweist. Aus letzterer Tatsache ergab sich der Schluß, daß der Verbrauch des Blutsauerstoffs auf dem Wege durch die Kapillarbahn erfolgt (S. 98). Daß dieser Vorgang nicht im Kapillarblute selbst stattfindet, vielmehr diesem der Sauerstoff von den nach Sauerstoff gierigen Gewebzellen entzogen wird, in denen er

verbraucht und dafür Kohlensäure gebildet wird, daß also der Ort der Oxydationen und Spaltungen in die Gewebe zu verlegen ist, ergibt sich aus der Erfahrung von Hoppe-Seyler, wonach mit leicht oxydablen Stoffen, Zucker oder Milchsäure, versetztes Blut selbst bei Körpertemperatur weder eine wesentliche Abnahme seines Sauerstoffs, noch Zunahme der Kohlensäure-Bildung zeigt, wohl aber, wie Müller gezeigt hat, wenn das mit Zucker etc. versetzte Blut künstlich durch ein künstlich ausgeschnittenes „überlebendes" Organ, z. B. die Niere oder den Muskel geleitet wird, also allseitig mit dem Gewebe in innige Berührung tritt. Endlich spricht dafür die Beobachtung von Pflüger und Oertmann, wonach Salzfrösche, deren Blut durch $^3/_4$proz. Kochsalzlösung ersetzt ist, annähernd soviel Sauerstoff verbrauchen und CO_2 bilden, als normale blutführende. Man bezeichnet diesen Sauerstoffverbrauch und die CO_2-Bildung in den Geweben, wie schon erwähnt (S. 97), als innere Atmung oder Gewebsatmung. Dies mit der eingangs angeführten Zusammensetzung der Ausscheidungen aus dem Tierkörper zusammengehalten, hat seit Lavoisier (1785) zur Aufstellung des Satzes geführt, daß in den tierischen Organismen durch den in der Lunge aufgenommenen Sauerstoff die organische Substanz des Tierleibes oder der eingeführten Nahrung bis zu Endprodukten verbrenne, die fast ausschließlich als Wasser, Kohlensäure und Harnstoff aus dem Körper austreten. Auch diese Oxydation muß der Hauptsache nach in den Gewebzellen vor sich gehen, die dem vorbeiströmenden Kapillarblute den für ihre Lebensprozesse unerläßlichen Sauerstoff entziehen. Alle lebenden Zellen stehen, wie Pflüger sagt, fortwährend im Brande, wenn wir auch das Licht nicht mit unserem leiblichen Auge so sehen, wie z. B. beim Leuchtkäfer (Lampyris) und den Leuchttieren (Rhizopoden) des Meerwassers.

Auch in den Geweben werden die chemischen Umsetzungen durch die Tätigkeit der Zellen eingeleitet. Aus der in die Interstitien gesetzten Gewebsflüssigkeit, die außer den Bestandteilen des Blutplasmas noch die aus dem Darm resorbierten Nährstoffe enthält, nehmen die Gewebzellen je nach ihren chemischen Affinitäten Stoffe auf, um sie weiterhin durch die jeder Zelle eigene und in den verschiedenen Geweben verschiedenartige Tätigkeit mit Hilfe des dem Kapillarblute von den Gewebzellen entzogenen Sauerstoffes zu verarbeiten. Daß indes nicht die Affinitäten des Sauerstoffes allein die im Tierkörper ablaufenden Prozesse beherrschen, dafür spricht einmal das Vorkommen von Körpern im Harn, die, wie die Harnsäure, leicht weiter oxydiert werden könnten, sodann der unveränderte Uebergang von Stoffen in den Harn, die, wie das Brenzkatechin $C_6H_4(HO)_2$ (S. 246), sonst mit großer Begierde Sauerstoff aufnehmen, während auf der anderen Seite die sehr schwer oxydierbaren Fette, das Palmitin, Stearin, Olein im Tierkörper vollständig unter Bildung von CO_2 und H_2O zerlegt werden. Endlich treten sogar Reduktionsprodukte, wie das Urobilin (S. 241),

mit dem Harn aus dem Körper heraus. Einer solchen Verbindung von Oxydations- mit Reduktionsprozessen begegnet man indes auch außerhalb des Organismus; bei Verbrennung von Holz bei ungenügendem Zutritt von Sauerstoff bilden sich neben CO_2 und H_2O auch Kohle und andere Reduktionsprodukte. Außerhalb des Tierkörpers erfolgt die Einwirkung des Sauerstoffes, wie bekannt, erst, wenn die verbrennlichen Stoffe bis zur Entzündungstemperatur erwärmt werden, die, bei verschiedenen brennbaren Stoffen verschieden, zumeist aber hoch über der Körpertemperatur gelegen ist; auf solche Temperatur kann der Tierkörper seine oxydablen Stoffe nicht erheben. Neueren Beobachtungen von Ehrlich, Salkowski, Spitzer u. A. zufolge scheinen in den lebenden, z. T. auch noch in toten Zellen sich sauerstoffübertragende Substanzen zu finden, die sich chemisch wie Enzyme verhalten, daher man von Oxydationsenzymen, „Oxydasen" (S. 132), spricht. Die bisher gemachten Erfahrungen über den Ablauf der Zersetzungsprozesse lassen sich etwa so zusammenfassen: bei der Stoffzerlegung, „Dissimilation", im Tierkörper erfolgen für gewöhnlich keine einfachen Oxydationen, sondern es spalten sich komplizierte chemische Verbindungen in ihre Komponenten: Dissoziation, entweder geradeauf ohne Zutritt eines Stoffes: einfache Spaltung, oder unter Aufnahme von Wasser: hydrolytische Spaltung, oder unter Aufnahme von Sauerstoff: oxydative Spaltung; daneben können noch allerlei reduktive und synthetische Prozesse vorkommen.

Danach steht aber jedenfalls so viel fest, daß im tierischen Organismus Spaltungs- und Oxydationsprozesse neben einander herlaufen. Dem entsprechend werden die organischen Stoffe nicht sofort bis zu den letzten Endprodukten zerlegt, vielmehr findet dieser Uebergang allmählich durch Mittelglieder statt, Zwischenprodukte der Rückbildung, der „regressiven Metamorphose", die man auch in wechselnden Mengen in verschiedenen Organen und Geweben antrifft. So werden beim stufenweisen Abbau des Protoplasmas im intermediären Stoffwechsel gebildet: Amidosäuren (Leucin, Tyrosin, Glykokoll), Basen (Hypoxanthin, Allantoin, NH_3), Diamidosäuren (Arginin). Diese Rückbildung findet nicht bloß außerhalb der Zelle durch nach außen abgesonderte Enzyme statt, sondern höchstwahrscheinlich auch innerhalb der Zelle selbst durch intrazellulär wirkende Enzyme. Solche von Salkowski zuerst beobachteten, von Jacoby als „Autolyse" bezeichneten intrazellulären Vorgänge bewirken die postmortale Selbstverdauung der Organe; sie haben aber, wie bemerkt, höchstwahrscheinlich auch für das physiologische Geschehen eine Bedeutung. Eine Zusammenstellung der im Tierkörper zwischen dem Eiweiß und dessen Endprodukt, dem Harnstoff, vorkommenden N-haltigen Mittelglieder ergibt bezüglich des Verhältnisses ihres Stickstoffes zum Kohlenstoff Folgendes:

Eiweißstoffe	enthalten	1	Atom	N	auf	$3\frac{1}{2}$	Atome C
Glykokoll	"	1	"	"	"	2	" "

Kreatin und Kreatinin . .	enthalten	1	Atom	N	auf	$1\frac{1}{3}$	Atome	C
Harnsäure	"	1	"	"	"	$1\frac{1}{4}$	"	"
Allantoin	"	1	"	"	"	1	"	"
Harnstoff	"	1	"	"	"	$\frac{1}{2}$	"	"

In dem Maße, als die einzelnen Glieder dieser Reihe an Kohlenstoff verarmen, werden sie an Stickstoff und zugleich an Sauerstoff reicher. Von den zwischen Eiweiß und Harnstoff gelegenen, jedenfalls sehr zahlreichen Mittelgliedern kennen wir bislang nur wenige, doch geben diese uns einigen Aufschluß über die Art, wie die Bildung des Harnstoffes zu stande kommen kann. Amidosäuren (Leucin, Glykokoll, Asparaginsäure) und Ammonsalze sind höchst wahrscheinlich als Vorstufen des Harnstoffs im Tierkörper anzusehen; denn führt man die erwähnten Stoffe in den Körper ein, so treten sie nicht als solche, sondern in Form von Harnstoff mit dem Harn heraus. Da nun Leucin und Asparaginsäure im Darm durch Einwirkung des Pankreasfermentes auf die Eiweißkörper (S. 176), Ammoniak durch Fäulnis der Eiweißkörper im Darm (S. 183) entstehen, so darf man annehmen, daß diese im Darm gebildeten Stoffe nach ihrem Uebertritt in das Blut weiterhin sich zu Harnstoff umsetzen; und zwar ist die Hauptbildungstätte für den Harnstoff aus Amidosäuren und Ammonsalzen in die Leber zu verlegen (S. 232), um so mehr, als nach v. Nencki das Blut der Pfortader 3—4 mal so reich an Ammonsalzen ist, als das der Lebervene und der Arterien. Inwieweit bei dieser Synthese des Harnstoffes mehr die Anhydridbildung (Ammoniumkarbonat durch doppelte Wasserentziehung) oder die Oxydation (aus Amidosäuren und Ammoniak) Platz greift, ist noch unentschieden. Uebrigens wird ein freilich wenig in Betracht kommender Teil des Harnstoffes vielleicht auch direkt aus dem Eiweiß durch Hydrolyse abgespalten. Möglich ist auch, daß die Harnstoffbildung noch in andern Organen stattfindet, als in der Leber. Eine relativ geringe Menge des Harnstoffes wird übrigens wieder zur Harnsäure synthetisiert. Die so gebildete Harnsäure macht aber bei Säugetieren nur den kleinsten Teil der ausgeschiedenen Harnsäure aus, die zum größten Teil durch Oxydation aus den Nukleïnen bezw. Purinkörpern entsteht. Bei den Vögeln hingegen ist die Harnsäure der größten Menge nach aus Harnstoff, bis zu dem auch hier der Eiweißabbau vor sich geht, synthetisiert; der Ort hierfür ist ebenfalls die Leber (S. 232); nur ein kleiner Teil der Harnsäure ist bei ihnen durch Oxydation aus den Nukleïnen entstanden. Diese oxydative Harnsäurebildung geht bei Säugern und bei Vögeln in verschiedenen Organen vor sich.

Da die Eiweißkörper 1 Atom N auf $3\frac{1}{2}$ Atome C, der Harnstoff aber 1 Atom N auf nur $\frac{1}{2}$ Atom C enthält, so müssen bei der Abspaltung des Harnstoffs vom Eiweiß N-freie, C-haltige Atomkomplexe frei werden. Auch diese werden mit Hilfe des Sauerstoffs ebenfalls durch eine Reihe von Zwischenstufen, in denen der O-Gehalt immer größer, der C-Gehalt immer kleiner wird, zumeist

wohl bis zu den Endprodukten: Kohlensäure und Wasser zerlegt. Ist indes die Menge dieser nach Abspaltung des Harnstoffs vom Eiweiß entstehenden N-freien Stoffe größer, als unter den jeweiligen Bedingungen im Organismus angegriffen werden kann, so wird dieser Ueberschuß wahrscheinlich in Fett umgebildet und als solches abgelagert. Die Beobachtungen Virchow's über die fettige Degeneration (fettige Metamorphose) der eiweißreichen zelligen Elemente machen es bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, daß aus dem zerfallenden Eiweiß eine kohlenstoffreiche Substanz abgespalten wird, aus der sich Fett synthetisch bilden kann. Doch fehlt es noch an zwingenden direkten Beweisen dafür, daß diese Fettbildung unter physiologischen Bedingungen vor sich geht.

Für eine mögliche Bildung von Fett aus Eiweißkörpern hat man angeführt die Bildung von Fettwachs (Adipocire, aus palmitin- oder stearinsaurem Kalk bestehend) in eiweißhaltigen Geweben langsam verwesender Leichen, ferner die Tatsache, daß Kühe bei einem an Eiweißstoffen reicheren Futter auch fettreichere Milch geben, und die an Hündinnen gemachte Erfahrung, daß ausschließliche Fleischnahrung den Buttergehalt der Milch erhöht (S. 274). Indes ist nicht auszuschließen, ob nicht, da manche Eiweißnahrung den Glykogengehalt der Leber erhöht (S. 230), erst durch das Zwischenglied des Glykogens hindurch sich aus Eiweiß Fett bilden kann; ist es doch nunmehr außer Zweifel, daß aus Kohlehydraten Fett entsteht.

Einfacher gestalten sich die Zersetzungsvorgänge bei den Kohlehydraten. Der von außen eingeführte oder durch die Wirkung des Mund- und Bauchspeichels auf die Amylaceen gebildete Zucker tritt als solcher ins Blut über. Mit dem Blute den Organen zugeführt, wird er dann verhältnismäßig rasch zu CO_2 und H_2O zersetzt. Für die direkte Oxydation des Zuckers spricht die schon von Regnault und Reiset konstatierte Tatsache, daß nach Einfuhr von Amylaceen oder Zucker mit der Nahrung vom eingeatmeten Sauerstoff ein erheblich größerer Teil in Form von Kohlensäure wiedererscheint, als bei Fleischnahrung (S. 87). Bei einer größeren Zufuhr wird der Zucker in der Leber zurückgehalten und unter Polymerisierung als Glykogen aufgespeichert (S. 229). Auch in den Muskeln und vielen anderen Organen kommt es ohne Mitwirken der Leber zur Glykogenbildung. Werden weiter Kohlehydrate im Ueberschuß, in erheblich größeren Mengen als zur Deckung des Bedarfes erforderlich, zugeführt, so fragt es sich, werden auch sie vollständig dem Sauerstoff zur Beute, oder können sie sich in irgend welcher Form im Körper aufspeichern. Diese Frage aufzuwerfen ist man um so mehr berechtigt, als die Erfahrungen rationeller Viehzucht gelehrt haben, daß bei einem Ueberschuß an Kohlehydraten im Futter, vorausgesetzt, daß dieses die den Bedarf deckende Eiweißmenge enthält, bei Gänsen, Enten, Schweinen, Kühen und Schafen ein reichlicher Fettansatz, Mästung, erzielt wird (S. 285). Man hat daraus auf Fettbildung aus Kohlehydaten geschlossen und für die Möglichkeit, ja ihre Wahrscheinlichkeit außerdem die Erfahrung geltend gemacht, daß die

fettarmen Karnivoren bei Zusatz von Kohlehydraten zur Nahrung Fett ansetzen. Indes haben Andere diese Erfahrungen vielmehr so gedeutet, daß vermöge der stofflichen Fähigkeit der Kohlehydrate, bei gleichzeitiger Verabreichung mit Eiweiß die Zerstörung des letzteren zu beschränken, also eiweißersparend zu wirken (S. 282), der Einfluß der Kohlehydrate auf die Fettbildung nur ein indirekter sei, insofern sie leichter als die Eiweißstoffe unter die Bedingungen des Zerfalles gerieten und dadurch die N-freien Spaltungsprodukte vor der Zerstörung schützen. Nun sind aber neuerdings bei Omnivoren (Schwein) von Soxhlet, Meißl u. A., bei Herbivoren (Schaf) von Henneberg, bei Vögeln (Gans) von B. Schulze, endlich beim Karnivoren (Hund) von I. Munk und von Rubner so große Quantitäten von Fett zum Ansatz gebracht worden, wie solche weder durch das aus dem zerstörten Eiweiß abspaltbare Fett, noch durch das Nahrungsfett hätten geliefert werden können; für die Entstehung eines Teils von dem unter jenen Bedingungen angesetzten Fett müssen sicherlich die Kohlehydrate als Quellen in Anspruch genommen werden. Zur Ueberführung der C-armen und O-reichen Kohlehydrate, z. B. Zucker $C_6H_{12}O_6$ in die C-reichen und O-armen Fette, z. B. Olein $C_{57}H_{104}O_6$ oder in die einfachen Fettsäuren, z. B. Starinsäure $C_{18}H_{36}O_2$, Oelsäure $C_{18}H_{34}O_2$, muß zunächst eine kräftige Reduktion (O-Entziehung; 3 Mol. Zucker $= C_{18}H_{36}O_{18}$) und weiter eine Kondensation mehrerer reduzierter Kohlehydratmoleküle zu einem einzigen Molekül ins Spiel treten.

Die Fette können, so schwer sie sonst durch oxydierende Agentien angegriffen werden, im Organismus einer vollständigen Auflösung zu CO_2 und H_2O unterliegen, wofern sie nicht im Ueberschuß zugeführt werden. Die Annahme, daß die Fettbildung überwiegend auf das mit der Nahrung überschüssig zugeführte und im Körper nicht zerstörte Fett zurückzuführen ist, ist für den Pflanzenfresser von vorn herein nicht wahrscheinlich, weil die bedeutende Fettablagerung bei der Mästung und die so erhebliche, durch die Milch erfolgende Fettabscheidung zum Fettgehalt der pflanzlichen Futtermittel in keinem Verhältnis steht, außerdem die Tierfette von anderer Beschaffenheit sind als die Fette des Futters. Daraus folgt aber nicht, daß Nahrungsfett im Körper vollständig zerstört wird, wie dies eine Zeit lang angenommen worden ist. Den überzeugenden gegenteiligen Beweis haben Lebedeff und I. Munk geliefert: nach reichlicher und längere Zeit fortgesetzter Fütterung eines (abgemagerten) Hundes mit Hammelfett bez. Rüböl fand sich ein Fett abgelagert, das dem Hammelfett bez. Rüböl chemisch weit ähnlicher war als dem normalen Hundefett. Damit ist der direkte Uebergang des Nahrungsfettes in die Zellen des Tierkörpers sicher erwiesen.

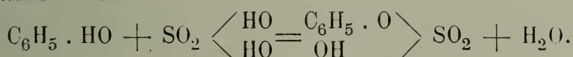
Zu den Oxydationsvorgängen gehört ferner die Bildung der Schwefelsäure. Alle Eiweißstoffe enthalten außer C, H, O, N auch S im Molekül; dieser Schwefel wird beim Abbau des Eiweißes

vom Eiweißmolekül abgespalten, unterliegt weiterhin der Oxydation zu Schwefelsäure, die in Form von Sulfaten (zum kleinen Teil an aromatische Substanzen gebunden [S. 240]) mit dem Harn aus dem Körper austritt.

Von anderen Oxydationen seien erwähnt: die der flüchtigen fetten Säuren (Ameisen-, Essig-, Butter-, Kapronsäure u. a.) sowie der organischen Säuren (Milch-, Zitronen-, Aepfel-, Wein- und Bernsteinsäure) zu CO_2 und H_2O, sowie deren Alkalisalze zu H_2O und Na_2CO_3), welch letzteres in den Harn übertritt (S. 251); ferner die Oxydation des Alkohols und des Glyzerins ebenfalls zu H_2O und CO_2, die des Benzols zu Phenol, des Benzylalkohols, Benzaldehyds, der Zimt- und Mandelsäure zu Benzoesäure, des Tannins zu Gallussäure.

Der Chemismus des Tierlebens erscheint somit als eine Summe von Oxydations- und Spaltungsprozessen, im wesentlichen als ein analytischer Vorgang, vermöge dessen die hoch zusammengesetzten und niedrig oxydierten organischen Bestandteile des Tierkörpers bez. der von außen aufgenommenen Nahrung zu einfach zusammengesetzten und hoch oxydierten Verbindungen: Harnstoff, Kohlensäure, Schwefelsäure und Wasser abgebaut und als solche aus dem Körper entfernt werden.

Allein neben diesen Prozessen finden auch die umgekehrten Vorgänge, synthetische und Reduktionsprozesse statt, und gerade die neueste Forschung hat den Kreis unserer diesbezüglichen Kenntnisse wesentlich erweitert. Benzoësäure, innerlich gegeben, verwandelt sich im Organismus unter Paarung mit Glykokoll und unter Austritt der Elemente des Wassers in Hippursäure (S. 246): ebenso nach Baumann Phenol, innerlich gegeben, unter Paarung mit Schwefelsäure und unter Austritt von Wasser in Phenolschwefelsäure:



$$C_6H_5 . HO + SO_2 \left\langle \begin{matrix} HO \\ HO \end{matrix} \right. = \left. \begin{matrix} C_6H_5 . O \\ OH \end{matrix} \right\rangle SO_2 + H_2O.$$

Danach scheint es, als ob der Organismus imstande wäre, dem Glykokoll und der Benzoësäure resp. dem Phenol und der Schwefelsäure zusammen 1 Mol. Wasser zu entziehen. Die Leber verwandelt den ihr vom Darm durch die Pfortader zuströmenden Zucker, gleichfalls unter Wasserentziehung, in Glykogen (S. 229): Ammonsalze, z. B. das Karbonat, in den Körper eingeführt, gehen, ebenfalls unter Wasserentziehung, in Harnstoff über (S. 232). Man bezeichnet solche Substanzen, insofern sie durch Wasserentziehung entstehen und wiederum unter Aufnahme von Wasser leicht verändert werden, als Anhydride. Auf der anderen Seite werden in den Darm eingeführte freie Fettsäuren (Oel-, Palmitin-, Stearinsäure) im Organismus unter Paarung mit Glyzerin zu den entsprechenden Neutralfetten synthetisiert und zwar auch, ohne daß mit den fetten Säuren gleichzeitig Glyzerin gereicht war, indem der Körper, wie bei der Hippursäurebildung das Glykokoll, hier das Glyzerin selbst hergibt: so gelang es I. Munk, nach längerer reichlicher Fütterung eines abgemagerten Hundes mit den festen Fettsäuren des

Hammeltalges, nicht diese, sondern (neutrales) Hammelfett am Körper des Hundes zur Ablagerung zu bringen, und bei einem Menschen mit einer Lymphfistel nach Verabreichung von Fettsäuren das entsprechende Neutralfett in der ausfließenden Verdauungslymphe (Chylus) nachzuweisen. Es sind noch andere synthetische und Reduktionsprozesse als im Tierkörper vor sich gehend erkannt, so die schon berührte Umbildung der Kohlehydrate zu Fett im Tierkörper (S. 306).

Aber selbst wenn unsere Kenntnisse nach dieser Richtung noch weiter zunehmen sollten, soviel steht fest, daß die synthetischen und Reduktionsprozesse im Tierkörper gegenüber den analytischen, den Spaltungs- und Oxydationsprozessen, quantitativ zurücktreten. Mag auch durch Synthese im Tierkörper die Bildung kompliziert zusammengesetzter Verbindungen, wie z. B. des (aus 6 Elementen bestehenden) Hämoglobins, zustande kommen, immerhin bedarf es dazu des Vorhandenseins organischer Substanzen (zur Bildung des Hämoglobins: der Eiweißkörper); ein Fall von Aufbau einer organischen Substanz aus rein anorganischem Material im Tierkörper ist (wenn wir von der Bildung des an der Grenze von Organischem und Anorganischem stehenden Harnstoffes aus Ammonsalzen absehen) bisher nicht konstatiert. Noch weniger vermag der Tierkörper die wichtigsten seiner organischen Bestandteile: Eiweiß, Fette und Kohlehydrate, aus Anorganischem aufzubauen, vielmehr werden im Tierleibe jene kompliziert zusammengesetzten organischen Stoffe wieder zu einfachen anorganischen Verbindungen: Wasser, Kohlensäure, Ammoniak und Schwefelsäure abgebaut.

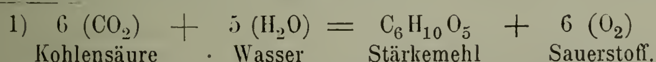
Wenn nun so der Tierkörper seine organischen Bestandteile zerstört, ohne dazu befähigt zu sein, sie wieder aufzubauen, so fragt es sich, wo entstehen diese wichtigen organischen Konstituentien des Tierkörpers: die Eiweißkörper, die Fette und Kohlehydrate überhaupt? Einzig und allein in der grünen, Chlorophyll-haltigen Pflanzenzelle. Es führt uns dies auf die schon von Justus von Liebig (1840) in den Hauptzügen scharf erkannten Unterschiede im Chemismus zwischen Tier und Pflanze. Auch in den Pflanzen verlaufen fermentative (enzymatische) Prozesse und nachfolgende Oxydationen, doch nur sofern sie kein Blattgrün, Chlorophyll, enthalten und von der Sonne nicht belichtet werden. Sobald das Sonnenlicht die grünen Pflanzenzellen bestrahlt, ändert sich der Chemismus der Pflanze: die synthetischen und Reduktionsprozesse treten in den Vordergrund, während die Spaltungs- und Oxydationsvorgänge durch jene verdeckt werden. Der Aufbau sämtlicher organischen, N-freien Stoffe erfolgt unter dem Einfluß des Sonnenlichtes in den grünen Pflanzenzellen aus den Molekülen der Kohlensäure CO_2 oder besser ihres Hydrates H_2CO_3; die Aufnahme von CO_2 seitens der Pflanzen aus der Atmosphäre (vorwiegend durch die „Spaltöffnungen" der Blätter), dem Boden, dem Wasser, das sie durch die Wurzeln schöpfen, die Verarbeitung derselben auf synthetischem Wege zu mehr oder weniger

komplizierten organischen Verbindungen ist die eigentliche Basis für das Bestehen der Tiere, daher man sie in diesem Betracht als „Parasiten der Pflanzen" bezichnet hat. Durch die Einwirkung des Chlorophylls, das vorzugsweise die mittleren roten Strahlen des Sonnenlichtes absorbiert (Engelmann), auf das Kohlensäurehydrat wird letzteres reduziert, O_2 in Freiheit gesetzt, während C zum Aufbau des Pflanzenkörpers, in erster Linie der Kohlehydrate[1]) und zwar der Stärke, die in den Chlorophyllkörnern in Form feiner, stark licht brechender Körnchen auftritt, verwendet wird, „Assimilation der grünen Pflanzenzellen". Aus der Stärke werden die Zuckerarten, weiterhin die Fette gebildet. Die Eiweißstoffe schließlich, wie die anderen N-haltigen Stoffe (Asparagin, Solanin etc.) bauen die Pflanzenzellen, gleichfalls unter Beteiligung der Stärkemoleküle, aus Ammoniak, salpetriger oder Salpetersäure auf, die sie als solche oder als Salpeterverbindungen aus dem Boden oder dem Regenwasser aufsaugen, den in das Eiweißmolekül eingehenden Schwefel höchst wahrscheinlich aus den im Boden weitverbreiteten schwefelsauren Salzen. Die Reduktion der H_2CO_3, HNO_3, HNO_2, H_2SO_4 ist nur der erste Schritt des verwickelten Pflanzenchemismus: um aus den Reduktionsprodukten die organischen Stoffe zu bilden. dazu bedarf es umfangreicher Synthesen, über deren Ablauf sich nur Vermutungen aufstellen lassen.

11. Die Mischungsbestandteile der Organismen und der Kreislauf der Stoffe in der organischen Natur.

Die Grundstoffe, die in die Bildung organischer Wesen eingehen, und an deren Vorhandensein das Wachstum und Bestehen der Organismen gebunden ist, sind zunächst C, H, N, O; sie machen 95·6 pCt. des Bestandes aus; die übrigen nur 4·4 pCt., es sind S, P, Cl, J, K, Na, Ca, Si, Fl, Mg, Fe.

Eine Hauptrolle, vielleicht die wichtigste unter allen, spielt der Kohlenstoff, insofern es keine organische Verbindung gibt, in der C fehlt, sodaß C als dasjenige chemische Element anzusehen ist, an dessen Gegenwart die Eigentümlichkeit der belebten Natur geknüpft erscheint. In der organischen Natur tritt uns C in Verbindung mit H, O, N, auch S und P in den mannigfachsten Verhältnissen entgegen, sodaß man die Chemie des Kohlenstoffes



1) $6\,(CO_2) + 5\,(H_2O) = C_6H_{10}O_5 + 6\,(O_2)$
Kohlensäure · Wasser Stärkemehl Sauerstoff.

Nach Baeyer und Loew entsteht als erstes Produkt Formaldehyd H . COH, vielleicht nach der Formel $CO_2 + H_2O = H \,.\, COH + O_2$; der Aldehyd geht durch Kondensation in Zucker über. Die künstliche Bildung von Kohlehydraten, in letzter Linie des Traubenzuckers, hat E. Fischer aus Aldehyden in der Tat durchgeführt.

und seiner Verbindungen als die organische bezeichnet. Während die Pflanzen H_2CO_3 aus der Atmosphäre und aus dem Boden aufsaugen, reduzieren ihre Chlorophyll-haltigen Teile unter dem Einfluß des Sonnenlichtes H_2CO_3 zu O_2, H_2O und C, von denen sie C zum Aufbau ihres Körpers zurückbehalten, „Assimilation der grünen Pflanzenzellen", O_2 aber durch die auf ihrer Oberfläche vorhandenen Spaltöffnungen aushauchen (S. 309). Im Dunkeln verhalten sich alle Pflanzen und auch in der Helligkeit die nicht grünen Pflanzenteile, z. B. die Keime, die Pilze und die ungefärbten Blütenteile durchaus wie Tiere, sie hauchen CO_2 aus und nehmen O_2 auf, und man spricht in dieser Beziehung von einer „Atmung der Pflanzen" im engeren Sinne mit Rücksicht auf deren Uebereinstimmung mit dem nämlichen Vorgange bei der Respiration der Tiere. Bezüglich der Menge der so entstehenden Produkte verschwindet jedoch die durch die Pflanzenatmung erzeugte CO_2- gegenüber der O_2-Menge, welche die grünen Pflanzenteile im Tageslicht aushauchen.

Der Sauerstoff, der fast $1/4$ vom Gewicht der atmosphärischen Luft bildet, beteiligt sich direkt an den Lebensprozessen der Pflanzen; bringt man eine Pflanze in Luft, die keinen Sauerstoff enthält, so steht die Entwickelung still, sie stirbt ab. Die absolute Abhängigkeit der Tiere von der Sauerstoffzufuhr haben wir bei der Lehre von der Atmung kennen gelernt (S. 84, 101). Ohne Sauerstoff ist jede Zelltätigkeit, sind also auch die chemischen Prozesse, die man in ihrer Gesamtheit als Leben bezeichnet, unmöglich.

Nächst C und O ist Stickstoff der wichtigste Grundstoff. N-haltige Stoffe, in erster Linie Eiweiß, bilden (nächst dem Wasser) den Hauptbestandteil des Zellprotoplasmas. Die Bildung dieser N-haltigen organischen Stoffe anlangend, ist es jedenfalls sicher, daß im Tierkörper derartige Prozesse, wenn sie überhaupt vorkommen, nur eine untergeordnete Rolle spielen. Dagegen steht es fest, daß die Tiere ihre N-haltigen Bestandteile im wesentlichen von den Pflanzen beziehen, aus denen sie direkt oder nach vorgängiger Einverleibung in den Organismus von Pflanzenfressern, deren Fleisch die Karnivoren und die Menschen genießen, in den Körper der letzteren gelangen.

Einige Bakterien, besonders die Knöllchenbakterien, die sich in den durch sie hervorgebrachten unregelmäßigen Anschwellungen an den Wurzeln der Leguminosen (Erbsen, Bohnen, Lupinen, Klee u. s. w.) finden, vermögen den freien Stickstoff der Luft zu verwerten und haben daher eine hohe wirtschaftliche Bedeutung. Der in den stickstoffhaltigen organischen Stoffen, besonders den Eiweißkörpern, der Tier- und Pflanzleiber enthaltene Stickstoff wird bei der Zersetzung (Verwesung, Fäulnis) der Organismen in Ammoniak verwandelt. Unter dem Einfluß der Tätigkeit gewisser Bodenbakterien nimmt das in den Erdboden gelangte Ammoniak Sauerstoff auf und wird zu Salpetersäure. Die salpetersauren Salze wieder benutzt die Pflanze beim Aufbau des Eiweißes, und aus dem Pflanzeneiweiß bauen die Tiere ihren Körper auf. Dies ist der Kreislauf des Stickstoffes in der Natur. Dem Boden müssen also von

Zeit zu Zeit organische Zersetzungsprodukte zugeführt werden, wie dies in der Landwirtschaft durch das Düngen geschieht. Bei Mangel an Dünger ist es nun vorteilhaft, den Boden, wenn es ihm nicht an Kalium und Phosphaten gebricht, mit Leguminosen (Lupinen) zu bestellen, die abgeerntet oder ganz und gar durch Unterpflügen dem Boden beigemischt werden (Gründüngung).

Den quantitativen Hauptbestandteil sowohl der lebenden Organe als der Organismen überhaupt bildet das Wasser; der Körper der Säugetiere enthält insgesamt 64 pCt. seines Gewichtes an Wasser und, wenn man von den Knochen mit 20 bis 30 pCt. Wasser absieht, sogar über 70 pCt. Weder Pflanzen noch Tiere vertragen einen Verlust an Wasser unter eine gewisse Grenze, ohne dauernd unfähig zu werden, ihre chemischen Prozesse, also auch ihr Leben fortführen zu können. Die Bedeutung des Wassers für die Zirkulation des Blut- und Lymphstromes, für die Bildung der Verdauungsäfte und die Verdauung der Nährstoffe, für die Ausfuhr der Exkrete und für die Verdunstung von der Haut und den Lungen ist in den früheren Kapiteln gewürdigt worden. Reizleitung im Nerven und Muskelzusammenziehung ist nur möglich, wenn der Nerv resp. der Muskel einen bestimmten, innerhalb enger Grenzen schwankenden Wassergehalt besitzt. Treffend sagt Hoppe-Seyler: alle Organe leben in Wasser und zwar in fließendem Wasser.

Einen der wesentlichen Bestandteile des Organismus repräsentiert der Schwefel, insofern er in sämtliche Eiweißstoffe eingeht; er gehört zu den Bildnern des Zellprotoplasmas. An ihn reiht sich der Phosphor; wenn er auch nur in zwei Gruppen der Eiweißkörper (Nukleoalbumine und Nukleoproteïde, S. 14) und deren Spaltungsprodukt, dem Nukleïn (S. 26), enthalten ist, so findet er sich doch auch in dem reichlich verbreiteten Protagon resp. Lecithin, sowie in der Glyzerinphosphorsäure, dem Spaltungsprodukt des Lecithin. Außerdem enthalten die Knochen reichlich Calciumphosphat $Ca_3(PO_4)_2$, ja dieses nimmt einen so wesentlichen Anteil an der Knochenbildung, daß man wohl sagen kann: ohne Calciumphosphat ist Knochenbildung unmöglich. Ueber ein Viertel des trocknen Skeletts besteht aus Phosphorsäure, was für den erwachsenen Menschen rund 2000 g ausmacht. Die Tiere nehmen verhältnismäßig viel Phosphorsäure mit der Nahrung auf und scheiden fast eben so viel täglich mit dem Harn und mit dem Kot aus. Die Pflanzen enthalten den Phosphor spärlicher; in erheblicher Menge finden sich organische Verbindungen der Phosphorsäure (Protagon resp. Lecithin und dessen Spaltungsprodukt, die Glyzerinphosphorsäure) nur in den Keimen und Samen.

Im Speichel und im Magensaft von Dolium galea, einer großen Schnecke des Mittelmeeres, findet sich nach Troschel freie Schwefelsäure zu 2—4 pCt.

Protagon, ein in mikroskopischen Nadeln kristallisierender N- und P-haltiger Körper, der besonders reichlich im Gehirn vorkommt (hier von Liebreich entdeckt), außerdem, wie auch seine Spaltungsprodukte, überhaupt in der Nervensubstanz, ferner in der Milz, in den roten Blutkörperchen, Leukocyten, Spermatozoen. Das Protagon ist löslich in warmem Alkohol, Aether und Chloro-

form, zerfällt sehr leicht in das phosphorhaltige Lecithin und in das phosphorfreie Cerebrin. Cerebrin (C-, H-, N-, O-haltig), in kaltem Wasser unlöslich, aber in heißem Wasser kleisterartig aufquellend, in heißem Alkohol ziemlich löslich, gibt beim Kochen mit Mineralsäure nach Thierfelder einen vergärbaren Zucker, Galaktose (S. 124). Lecithin findet sich außer in den oben schon genannten Geweben in Blut, Milch, Galle, Eiter, Sperma, Muskeln, überhaupt fast in allen Tier- und Pflanzenzellen und Körperflüssigkeiten, besonders reichlich im Eidotter (daher der Name: λέκιθος Eidotter); es ist kristallisierbar, unlöslich im Wasser, aber darin aufquellend, löslich in Alkohol und Aether, zerfällt bei der Fäulnis und durch Aetzalkalien in Cholin und Glyzerinphosphorsäure $C_3H_9PO_6$, bei der Zersetzung durch Baryt und bei der Fäulnis entsteht daneben das sehr giftige, zu den Leichen-Giften (-Alkaloïden) gehörende Neurin.

Das Chlor ist von wesentlicher Bedeutung. Mit Natron verbunden, bildet es als NaCl einen konstanten Bestandteil des Blutplasmas und der Lymphe, die davon etwa 0·6 pCt. enthalten. In noch größerer Menge findet es sich meist im Harn vor, spärlich selbst noch bei NaCl-Hunger (S. 242). Von der Zerlegung des NaCl rührt auch die freie Salzsäure her, die einen notwendigen Bestandteil des Magensaftes des Menschen und aller anderen Säugetiere, vielleicht aller Wirbeltiere bildet. Daneben findet sich Cl in Verbindung mit K als Chlorkalium, besonders in den roten Blutkörperchen (S. 22) und in den Muskeln. Zum geringen Teil ist Chlorcalcium ein Bestandteil der Knochenasche.

Jod ist neuerdings von Baumann in der Schilddrüse gefunden worden, und zwar ist es an ein eiweißartiges Kolloid (S. 226) gebunden. Spuren finden sich auch in der Thymus, Milz, Hypophysis und Ovarien. Manche Seepflanzen (Tange) enthalten Jod in nicht unbeträchtlicher Menge, nach Drechsel auch manche Korallen.

Fluor kommt sehr spärlich in den Knochen und Zähnen als Fluorcalcium vor.

Silicium ist zunächst ein Bestandteil der Pflanzen; die Epidermiszellen der Gräser sind meist mit Kieselsäure SiO_2 imprägniert; desgleichen findet sich SiO_2 in den Haaren von Menschen und Säugetieren, sowie in den Federn der Vögel vor. Aus den Gräsern geht SiO_2 in den Harn grasfressender Tiere (Pferde, Rinder, Schafe) über (S. 245). Nach H. Schulz ist in jeder Art Bindegewebes SiO_2 anzutreffen.

In allen tierischen Organen und Säften kommen sowohl Kalium- als Natriumsalze vor; im Blutplasma und der Lymphe, ferner im Bauchspeichel und in der Galle vorherrschend Na-Salze, in den roten Blutkörperchen, Muskeln und Nerven, sowie in Milch, Eidotter und Leber vorwiegend K-Salze. Der Harn ist immer reicher an Na als an K. K ist besonders für wachsende Organismen erforderlich (S. 289).

In den Pflanzen steigt und fällt der K-Gehalt im allgemeinen mit der größeren oder geringeren Entwicklungsfähigkeit; es findet sich daher K in der Asche aller Pflanzen, aus der es in der Regel als Pottasche K_2CO_3 gewonnen wird. Auch das Kali der Pflanzen hat seinen Urquell in der anorganischen Natur. Ueberall auf der Erdoberfläche findet sich Granit, ein Doppelsalz der Kieselsäure mit Kali und Alaun ($K_2SiO_3 + Al_2O_3 . 3SiO_2$), der mehr oder

weniger verwitterbar ist. Das bei seiner Verwitterung neben SiO_2 frei gewordene Kali wird von den Regen- und Gebirgswässern herabgespült, gelangt so in die Ackerkrume, von dieser in die Pflanzen, aus den Pflanzen in den Körper der Herbivoren und mit dem Fleisch dieser in den Körper der Karnivoren.

Calcium kommt in jedem Organismus, ja höchst wahrscheinlich in jeder Zelle vor; ebenso finden sich Spuren davon in allen Pflanzenaschen. Calciumphosphat $Ca_3(PO_4)_2$ bildet zu $^4/_5$ die anorganische Grundlage der Knochen, demnächst folgt Calciumcarbonat, zum geringen Teil Chlorcalcium und Spuren von Fluorcalcium, von welch letzterem die Zähne etwas mehr enthalten. Im Organismus wird Ca fast stets von geringen Mengen Magnesium begleitet, hauptsächlich $Mg_3(PO_4)_2$, in den Knochen auch etwas $MgCO_3$. Der Ueberschuß des mit der Nahrung aufgenommenen und resorbierten Mg wird als Phosphat ausgeschieden und gibt hier zu Konkrementen in Nieren und Blase, dem sogen. Tripelphosphat ($MgNH_4PO_4 + 6$ aq.) nicht selten Veranlassung (S. 250).

$CaCO_3$ findet sich in der Natur in ausgedehnten Gebirgslagern: Kreide, Jura, Muschelkalk u. s. w. genannt. Die Lösung des $CaCO_3$ aus diesen Gesteinen erfolgt durch die Kohlensäure, welche bei der Verwesung der toten Organismen entsteht und vom Wasser absorbiert wird, ist doch CO_2-haltiges Wasser ein Lösungsmittel für $CaCO_3$. Allein kommt Magnesia kaum vor, stets ist es an die Gegenwart der Kalkerde gebunden: so findet sich Magnesiumkarbonat in der Regel in den Kreidelagern neben $CaCO_3$. Außer als $MgCO_3$ findet es sich in der Natur als $Mg_3(PO_4)_2$.

Von der Gruppe der schweren Metalle nimmt den bedeutsamsten Anteil an den Lebensprozessen der Organismen das Eisen. In den Pflanzen kommt Eisen nur spärlich vor; doch kann bemerkenswerter Weise ohne Eisen eine Bildung der (eisenfreien) Chlorophyllkörner nicht zustande kommen. Die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere enthalten in ihrem Hämoglobin Eisen in chemischer Bindung (S. 20). Die Fähigkeit des Hämoglobins, Sauerstoff in lockerer chemischer Verbindung sich anzueignen und an oxydable Stoffe wieder abzugeben, scheint an die Gegenwart des Eisens wesentlich geknüpft. Die Fe-Menge im Gesamtblute des Menschen beträgt etwa 3 g, im Blute des Pferdes ca. 18 g. Sehr geringe Mengen Fe finden sich im Harn, konstant enthält auch die Galle Fe und zwar als Phosphat (S. 167), ebenso sind Fe-Verbindungen im Eidotter, in der Milch und in der Leber S. 232) nachgewiesen. Ueberschüssig aufgenommenes Fe wird mit dem Kot als Schwefeleisen FeS ausgestoßen.

Von anderen schweren Metallen ist nur Kupfer häufiger in der Leber gefunden worden, aus der es auch, wenigstens bei Mensch und Hund, in die Galle übergeht. Schnecken, manche Krebse und andere Wirbellose enthalten im Blutplasma gelöst neben Eisen auch Kupfer, ebenfalls in organischer Bindung als farbloses Hämocyanin, das durch O-Aufnahme in blaues Oxyhämocyanin übergeht. Endlich findet es sich im roten Pigment der Flügelfedern von Turaco (Pisamfresser).

Die übrigen Metalle: Zink, Blei, Quecksilber sind, wo man in Organismen

Spuren von ihnen antrifft, wohl als accidentelle Bestandteile anzusehen, die, auf irgend welchem Wege zufällig in den Körper hineingelangt, hier zurückgehalten worden sind. Nach Gautier sollen Spuren von Arsen konstant in der Schilddrüse, weniger in Hirn, Thymus und Haut vorkommen.

Das stoffliche Substrat des Tier- und Pflanzenreiches befindet sich in einem steten Kreislauf. Unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen bauen die grünen Pflanzenteile aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure, die sie der Luft entnehmen, die Kohlehydrate, Fette und Eiweißkörper auf (S. 309); diese organischen Verbindungen des Pflanzenleibes werden von den Tieren entweder direkt aufgenommen oder erst, nachdem sie zum Bestandteil des Körpers der Pflanzenfresser geworden. Aber gleichviel ob Herbivore oder Karnivore, im Organismus beider zerfallen die organischen, ursprünglich der Pflanze entlehnten Verbindungen wieder zu Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Schwefelsäure und werden in dieser Form aus dem Körper nach außen abgegeben. Mithin sind die Endprodukte der Rückbildung oder regressiven Metamorphose im Tierkörper: CO_2, H_2O, NH_3, SO_3 zugleich die Anfangsglieder der schaffenden Tätigkeit, der progressiven Stoffmetamorphose des Pflanzenleibes, oder mit anderen Worten: Die Ausscheidungen der Tiere sind Nahrung für die Pflanzen und die Pflanzen hinwiederum Nahrung für die Tiere. Es umfaßt dieser Kreislauf, wie schon (S. 310) angeführt, auch die Bestandteile der Luft, die für Tier wie Pflanze einen unentbehrlichen Nahrungstoff abgibt. Infolge der CO_2-Aufnahme und O_2-Aushauchung seitens der grünen Pflanzenteile im Sonnenlicht, wird die Luft von dem durch die tierische Respiration gesetzten CO_2-Ueberschuß befreit und ihr O_2-Verlust ständig ausgeglichen. So bedingen sich Tier- und Pflanzenwelt gegenseitig.

Dieses Gleichgewicht kann nach Bunge sowohl nach seiten der Kohlensäure als nach seiten des Sauerstoffs gestört werden. Die Steinkohlenlager, aus abgestorbenen Pflanzen bestehend, stellen feste Anhäufungen von Kohlenstoff bezw. Kohlensäure dar, die dem Kreislauf des Lebens entzogen ist. Doch wird sie zum Teil wieder der Atmosphäre zugeführt, indem wir die Steinkohle als Brennmaterial benutzen. Ferner wird aber der Kohlensäure-Vorrat dadurch beständig vermindert, daß sie bei der Verwitterung der Silikate (S. 313) unlösliche Erdkarbonate bildet, die dem Stoffwechsel des Lebens entzogen bleiben. Im feuerflüssigen Innern der Erde aber zerlegt umgekehrt die Kieselsäure bei der hohen Temperatur die vorhandenen Karbonate, die entbundene CO_2 gelangt mit den Vulkanausbrüchen in die Atmosphäre, und so wird ein freilich geringer Teil der an der Erdoberfläche gebundenen CO_2 vorläufig (solange der feurigflüssige Zustand des Erdinnern andauert) ersetzt.

Auch der Sauerstoff-Vorrat vermindert sich beständig, indem einmal Eisenoxydul zu Eisenoxyd oxydiert und sich in mächtigen Lagern in der Erdrinde ablagert; sodann dadurch, daß die Entbindung des Sauerstoffs nur durch die grünen Pflanzenteile erfolgt, während dem die Atmungsprozesse der Tiere und Pflanzen (S. 310) gegenüberstehen. Danach droht also sowohl durch Verminderung des Kohlensäure-, wie des Sauerstoff-Vorrates in der Atmosphäre dem Leben auf Erden ein Ende.

Zweiter Teil.

Die Leistungen des Tierkörpers.

Der Chemismus des tierischen Stoffwechsels hat sich uns in seinen Hauptzügen als eine Summe von Oxydations- und Spaltungsprozessen enthüllt, durch welche die hoch zusammengesetzten und niedrig oxydierten organischen Bestandteile des Tierkörpers und der von außen aufgenommenen Nahrung in einfach zusammengesetzte und hoch oxydierte Verbindungen verwandelt werden (S. 307). Nun treten, wie bekannt, bei den mannigfachen chemischen Vorgängen, namentlich bei Oxydationsprozessen, Wärme-, Licht- und Bewegungserscheinungen auf. Wird ein brennbarer Körper, z. B. Kohle, an der Luft stark erhitzt, so vereinigt sich der Kohlenstoff mit dem Sauerstoff der Luft zu Kohlensäure, und dabei entsteht Wärme und, wenn diese bis zum Glühen geht, auch Licht. Verwandelt man durch die Zuleitung der so gebildeten Wärme zu einer eingeschlossenen Wassermasse diese in Dampf, so kann man mittels der gespannten Wasserdämpfe mechanische Arbeit leisten; hiervon gibt uns die Dampfmaschine ein Beispiel. Taucht man zwei Metallstäbe in angesäuertes Wasser und verbindet die aus der Flüssigkeit herausragenden freien Enden beider durch einen Draht, so entsteht ein elektrischer Strom, und mittels desselben kann man ebenfalls Wärme und Lichtwirkungen hervorrufen, Massenbewegungen herbeiführen, d. h. mechanische Arbeit verrichten. Die aufgezählten, infolge chemischer Umsetzung frei werdenden Naturkräfte: Wärme, Licht, Elektrizität, mechanische Kraft sind, wie die Physik lehrt, Bewegungen, und zwar die drei ersten: unsichtbare Bewegungen der kleinsten Teilchen, die letztere: sichtbare oder Massenbewegungen, und sie heißen deshalb lebendige Kräfte, aktuelle (kinetische) Energien (Energien der Bewegung), im Gegensatz zu denjenigen Kraftformen, welche wie die chemischen Affinitäten mit einander verwandter Stoffe selbst keine Bewegung darstellen, sondern nur Spannkräfte, potentielle Energien (Energien der Lage). So ist, um bei unserem Beispiel zu bleiben, im Kohlenstoff und Sauerstoff eine beträchtliche Menge von Spannkraft

enthalten; in dem Augenblick, wo beide sich mit einander verbinden, werden diese Spannkräfte frei und setzen sich in lebendige Kräfte: Wärme, Licht und Massenbewegung um. Abgesehen von den chemischen, gibt es auch mechanische Spannkräfte; wird ein schwerer Klotz an Seilen in die Höhe gezogen, so repräsentiert er eine von seiner Masse und von der Höhe, zu der er erhoben ist, abhängige mechanische Spannkraft, die in dem Augenblick, wo der Klotz losgelassen wird, frei wird und sich in lebendige Kraft: Fallbewegung verwandelt, durch die wieder mechanische Arbeit verrichtet werden kann.

Dem von Lavoisier (1780) wieder aufgestellten Gesetz von der Erhaltung oder besser der Unzerstörbarkeit der Materie steht, wie Robert Mayer (1842), Helmholtz, Thomson und Joule gezeigt haben, das Gesetz von der Erhaltung der Kraft, besser der Energie, an der Seite. Gleichwie die Materie unerzeugbar und unzerstörbar ist, gleichwie sie aus allen Gemengen, aus allen Verbindungen stets mit demselben Gewicht, mit dem sie in die Verbindung resp. in das Gemenge eingetreten ist, hervorgeht, so ist auch die Energie unzerstörbar; alle Modifikationen der Energien, die man wahrnimmt, sind nur Aenderungen der Formen, in denen sie auftreten. Niemals geht Energie verloren; wenn sie verschwunden scheint, ist sie nur in eine andere Form übergegangen. Wie chemische Spannkraft in Wärme, Wärme in mechanische Arbeit übergehen kann, haben wir gesehen. Umgekehrt kann man durch mechanische Kräfte, z. B. Stoß oder Reibung, Wärme, durch Elektrizität Wärme und durch Wärme wieder Elektrizität (Thermoelektrizität) erzeugen, aber stets geschieht diese Umwandlung der einen Energieform in die andere nach bestimmten Verhältnissen derart, daß eine bestimmte Wärmemenge in eine bestimmte Arbeitsgröße oder in eine bestimmte Elektrizitätsmenge übergeht und umgekehrt. Dem entsprechend besteht ein konstantes numerisches Verhältnis zwischen der durch eine bestimmte Arbeitsgröße zu erzeugenden Wärmemenge und umgekehrt. Joule hat gefunden, daß die Wärmemenge, welche nötig ist, um 1 kg Wasser von 0° auf 1° zu bringen, äquivalent ist der Arbeit, 1 kg auf 424 m zu erheben, somit ist eine Wärmeeinheit oder Kalorie = 424 Kilogramm-Meter (mk), oder da 1 Kilogramm-Meter d. h. die Arbeit, 1 kg auf 1 m Höhe zu erheben, als Arbeitseinheit bezeichnet, so ist 1 Wärmeeinheit = 424 Arbeitseinheiten. Man bezeichnet diesen Wert als das mechanische Aequivalent der Wärme.

Gleichwie in der anorganischen Natur, so entstehen auch im Tierkörper durch die chemischen Prozesse der Oxydation und fermentativen Spaltung lebendige Kräfte, die uns in Form von: Wärme, Bewegung und elektrischen Erscheinungen entgegentreten. Die wesentlichsten Spannkräfte sind einmal in den in den Tierkörper aufgenommenen zersetzbaren Nährstoffen angehäuft, sodann im eingeatmeten Sauerstoff; in dem Maße, als

beide sich mit einander verbinden, wird der in ihnen vorhandene Vorrat von Spannkräften frei und wandelt sich in lebendige Kraft um, die je nach den dabei in Frage kommenden Geweben bald nur in Form von Wärme, bald verbunden mit Bewegung oder Elektrizität auftritt. Es sind also die Leistungen des Tierkörpers einzig und allein bedingt durch die bei den Oxydations- und Spaltungsvorgängen, „Dissimilationsprozesse", im Organismus frei werdenden lebendigen Kräfte. Da nun die grünen Pflanzenzellen einen Teil der Sonnenstrahlen absorbieren (S. 308) und somit einen Teil der lebendigen Kraft (aktuelle Energie) des Sonnenlichts verschwinden machen und in chemische Spannkräfte (potentielle Energien) umsetzen in Form der oxydablen Stoffe: Eiweiß, Kohlehydrate und Fette, welche die grünen Pflanzenzellen nur unter der Einwirkung des Sonnenlichtes erzeugen, „assimilieren", und aufspeichern, so sind die Leistungen des Tierkörpers, die durch die chemischen Umsetzungen jener in den Pflanzen gebildeten Stoffe bedingt sind, in letzter Instanz auf den Kraftvorrat des Sonnenlichtes zurückzuführen und somit nichts Anderes als verwandeltes Sonnenlicht.

Der kausale Zusammenhang zwischen Sonnenlicht, Pflanzen- und Tierleben läßt sich mittels Engelmann's Bakterienmethode (S. 333) unter dem Mikroskop demonstrieren: Beobachtung der Ortsbewegungen gewisser Bakterien unter dem Einfluß der Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Pflanzenzellen im Sonnenlicht (S. 309); es ist dies gleichsam „die Welt im Wassertropfen."

1. Die tierische Wärme.

So lange die Säugetiere und Vögel leben, zeigen sie eine von der Umgebung innerhalb weiter Grenzen nur wenig abhängige Blutwärme oder Körpertemperatur, die man auch als ihre Eigenwärme bezeichnet. Man hat früher die Tiere ihrer Eigenwärme nach in Warmblüter und Kaltblüter eingeteilt; zu letzteren rechnete man die sich kalt anfühlenden Reptilien, Amphibien, Fische und sämtliche wirbellosen Tiere. C. Bergmann (1847) hat indes gezeigt, daß auch die Temperatur der sog. Kaltblüter stets, wenn auch nur um wenige Zehntel Grade, die Temperatur des Mediums, in dem sie sich befinden, übersteigt. Der eigentliche Unterschied zwischen Warm- und Kaltblütern besteht darin, daß die Warmblüter ihre Eigenwärme, gleichviel welches die Temperatur des sie umgebenden Mediums ist, gleichviel ob sie sich am Aequator oder in den gemäßigten Zonen oder endlich in den Polargegenden befinden, innerhalb erstaunlich enger Grenzen festzuhalten vermögen. Dagegen entbehren die sog. Kaltblüter dieser Fähigkeit; ihre Temperatur schwankt mit der des Mediums, in dem sie leben, auf und nieder, ist aber stets, mindestens um einige Zehntel Grad, höher als die des Mediums. Man nennt deshalb die Warmblüter besser: Tiere mit constanter Temperatur oder gleich-

warme, homoiotherme Tiere, und die Kaltblüter: Tiere mit variabler Temperatur oder wechselwarme, poikilotherme Tiere.

Man mißt die Körpertemperatur der Tiere am besten so, daß man empfindliche Thermometer in gegen Abkühlung geschützte Körperhöhlen einführt und dort so lange liegen läßt, bis die Quecksilbersäule einen konstanten Stand zeigt. Man benutzt hierzu vorteilhaft die Mundhöhle, den Mastdarm oder bei weiblichen Tieren die Vagina. Beim Menschen bildet bei an den Thorax adduziertem und fest angelegtem Arm die Achselhöhle eine solche geschlossene Höhle, in der sich die Temperaturmessungen bequem ausführen lassen. Die so ermittelte Eigenwärme beträgt bei

Mensch	37·0° C.[1]).
Pferd, Esel	37·5—38·2° C.
Hund, Rind, Katze . .	38·0—38·6° C.
Schaf, Kaninchen . .	39·0—39·5° C.
Maus	40° C.

Wesentlich höher ist die Eigenwärme der Vögel: sie beträgt bei der Gans 41·5° C., bei Huhn und Taube sogar 42° C. Unter den Poikilothermen zeigen die Reptilien und zwar die Schlangen die relativ höchste Körperwärme; bei diesen übersteigt sie um 1 bis 4° C. die Außentemperatur, bei Fischen und Fröschen nur um 0·2° C., bei den Wirbellosen (Mollusken und Insekten) bis 1° C.

Die Eigenwärme der Säugetiere zeigt wie die Puls- und Atemfrequenz und die Menge der CO_2-Ausscheidung eine tägliche Periode. Am Morgen am niedrigsten, beim Menschen 36·8° C., steigt sie am Vormittag auf 37·1° C. und erreicht gegen 3 Uhr Nachmittag ihren höchsten Stand, 37·5°. Von da ab sinkt sie langsam, ist abends 8 Uhr auf 37·3°, abends 11 Uhr auf 36·9° und fällt in der Nacht bis auf 36·7°. Diese Schwankungen sind hauptsächlich von der Nahrungsaufnahme abhängig; sie sind daher an hungernden Tieren weniger deutlich wahrzunehmen und gestalten sich anders, wenn die Nahrungsaufnahme auf eine andere Zeit verlegt wird. Nahrungsentziehung hat Absinken der Körpertemperatur kaum zur Folge; bei längerer Inanition sinkt die Temperatur erst in den letzten Tagen vor dem Hungertode, den man bei Säugetieren bei ca. 30° C. hat eintreten sehen.

Ferner schwankt die Eigenwärme mit dem Alter: Neugeborene zeigen eine höhere Körpertemperatur als Erwachsene, in den ersten Tagen 37·9°, dann nur 37·7°, allein sie besitzen zugleich eine geringere Resistenz gegen niedere Umgebungstemperaturen als Erwachsene (S. 328). Neugeborene Fohlen zeigen in den ersten 5 Tagen sogar 39·3°; die Eigenwärme sinkt dann ab, hält sich aber bis zu 5 Jahren auf über 38°, fällt dann bis zu 10 Jahren

1) Hier ist, wie bei allen wissenschaftlichen Messungen, das 100teilige Thermometer nach Celsius gemeint. n° R. (Réaumur) = $^5/_4$ n° C.; x° F. (Fahrenheit) = $^5/_9$ (x—32) °C.

und erreicht nun die Durchschnittshöhe von 37·8°, um im höheren Alter auf 37·5° und darunter zu sinken. Auch beim Menschen geht etwa vom 60. Jahre ab die Eigenwärme ein wenig herunter.

Das Geschlecht hat an sich keinen nachweisbaren Einfluß auf die Eigenwärme. Nur steigt bei Weibern während der Monatsregel, wie der Schwangerschaft die Temperatur der Genitalien (Vagina, Uterus) etwas über die Körper- (Rektal-) Temperatur an.

Einen sehr bedeutenden Einfluß auf die Eigenwärme übt die Muskeltätigkeit. Beim Menschen steigt durch anstrengende körperliche Arbeit oder durch Laufen, Springen etc. die Eigenwärme um 0·5—1°, bei Pferden um ca. 1°, bei länger dauerndem Traben sieht man Steigerungen bis zu $1^1/_2$°. Daher sind bei der Krankheit, die mit fast dauernder Zusammenziehung der Körpermuskeln einhergeht, beim Starrkrampf (Tetanus) die höchsten Temperaturen beobachtet worden, beim Menschen und Hunde bis zu 44°, beim Pferde sogar bis zu 44·5°. Sind schon Temperaturen von 43° lebensgefährlich, so tritt bei 44° der Tod innerhalb sehr kurzer Zeit ein. Umgekehrt sinkt während des Schlafes, also bei möglichster Muskelruhe, zugleich mit der Puls- und Atemfrequenz und der Größe der CO_2-Exhalation auch die Eigenwärme. Ebenso geht die Tätigkeit der Drüsen und Muskeln des Darmkanals bei der Verdauung nach Zuntz und v. Mering mit Steigerung (der O_2-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung und somit) der Wärmebildung einher, daher rührt die Zunahme der Eigenwärme bei der Verdauung (S. 318).

Temperaturtopographie. Nächst der allgemeinen Körpertemperatur interessiert uns die Temperatur der einzelnen Organe und Gewebe. Die Blutwärme ist in verschiedenen Gefäßprovinzen verschieden; sie ist im Aortenblute des Hundes zu 38·4°, in der Pfortader zu 39·4°, in der Lebervene zu 39·8° gefunden worden, in der unteren Hohlvene zu 39·5° und im rechten Herzen zu 38·8°. Daß die höhere Temperatur des aus den großen Unterleibsdrüsen abfließenden Blutes nicht nur von der gegen Abkühlung so geschützten Lage dieser Organe, sondern von den in den Drüsen stattfindenden chemischen Umsetzungen abhängt, ergibt sich aus den Beobachtungen von Cl. Bernard, der bei einem gefütterten Hunde das Blut der Pfortader und Lebervene 2—3° wärmer fand als bei einem hungernden Tiere; bei einem gut gefütterten Hunde betrug einmal die Temperatur in der Lebervene 41·3°, der höchste beim Hunde beobachtete Wert. Im rechten Ventrikel ist die Temperatur im Mittel um 0·3° höher als im linken; nach Heidenhain soll dies durch die direkte Anlagerung der hoch temperierten Leber an den rechten Ventrikel bedingt sein, während der linke Ventrikel, rings von Lungengewebe umgeben, mehr der Abkühlung ausgesetzt ist. Die der direkten Abkühlung so sehr ausgesetzten oberflächlich gelegenen Venen des Kopfes und Halses zeigen dementsprechend eine sehr niedrige Temperatur, häufig nur 36·5°, die Cruralvene 37·2°.

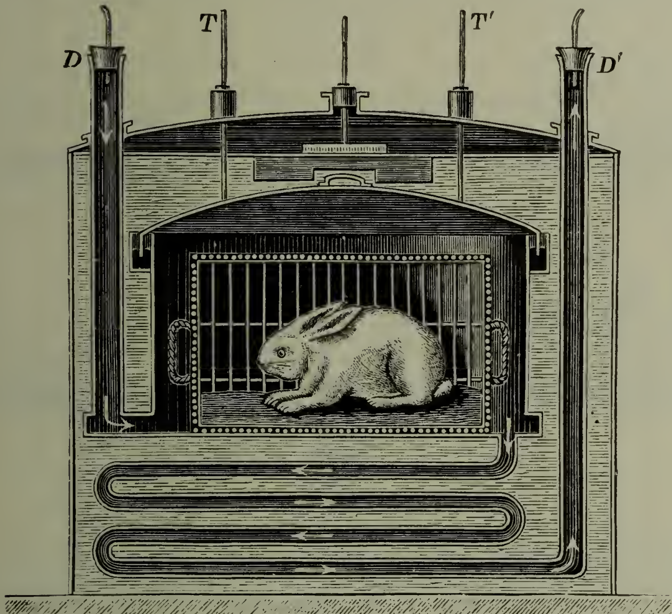
Da das Blut zu allen Organen fließt und wiederum von allen

Organen abströmt, so sollte man erwarten, daß durch die so bewirkte Wärmeableitung ein Ausgleich der Temperatur der Organe stattfindet. Indes ist dies nicht vollständig der Fall; von den Drüsen ist es seit der Entdeckung C. Ludwig's (1851) an den Speicheldrüsen bekannt, daß ihre Temperatur, sobald die Drüsen energisch arbeiten, um 1—1·5° die des zuführenden Blutes übersteigen kann. Im übrigen hängt die Temperatur einer jeden Körperstelle ab von dem Verhältnis der Größe der Wärmebildung bez. Wärmezufuhr zu der ihres Wärmeverlustes. Es soll deshalb ein jeder dieser Faktoren gesondert betrachtet werden; vorweg sei gleich bemerkt, daß die Temperatur der geschlossenen Körperhöhlen: Mastdarm, Scheide, Blase um 0·6—1° die der durch die äußere Haut gebildeten Achselhöhle übersteigt. An der äußeren Haut beobachtet man sogar Temperaturen von 33° bis hinab zu 27° C., auf der Nasenspitze und den Ohrläppchen nach Kunkel bis hinab zu 23° C.

Wärmeausgaben. Aus der Physik ist bekannt, daß die Wärme sich sowohl durch Leitung als durch Strahlung fortpflanzt. Die Wärmeleitung von einem Teil des Körpers zum andern oder von einem Körper zu einem anderen, ihn unmittelbar berührenden geschieht nach dem Newton'schen Abkühlungsgesetz, wonach in der Zeiteinheit um so mehr Wärme fortgeleitet wird, je größer der Querschnitt, je kürzer die Bahn, welche die Wärme zu durchstreichen hat, je dichter also der Körper und je größer endlich die Temperaturdifferenz ist. Dieses Gesetz gilt innerhalb Temperaturen bis 40° C. Man unterscheidet danach gute und schlechte Wärmeleiter; zu ersteren gehören die Metalle, zu letzteren die Körper von mehr lockerer, poröser Beschaffenheit: Luft, Holz, Stroh, Wolle, Haare; mittelmäßige Wärmeleiter sind die wasserreichen tierischen Gewebe. Gute Wärmeleiter sind schlechte „Wärmehalter“ und umgekehrt. Die Strahlung unterscheidet sich von der Leitung dadurch, daß dabei die Fortpflanzung der Wärme nicht von Körperteilchen zu Körperteilchen stattfindet, sondern durch Bewegungen des Aethers, und zwar erfolgt die Strahlung der Wärme nach denselben Gesetzen wie die Bewegung des Lichtes und in der Regel durch die Luft hindurch, die selbst ein schlechter Wärmeleiter ist. Endlich kann ein Körper Wärme durch Veränderung seines Aggregatzustandes verlieren, wenn er z. B. aus dem festen in den flüssigen oder aus dem flüssigen in den gasförmigen Zustand übergeht, indem hierbei eine gewisse Wärmemenge „latent“ wird. Allen diesen Wärmeverlusten ist der Tierkörper dauernd ausgesetzt. Ständig erfolgt eine Wasserverdunstung von den Lungen und der Haut durch Re- und Perspiration, nicht ständig, aber doch häufig wird von der Haut in Form des Schweißes Wasser abgedunstet. Fortwährend verliert der Tierkörper durch Strahlung und Leitung von seiner Oberfläche Wärme an die ihn umgebende minder temperierte Luft, in der Zeiteinheit um so mehr, je größer die Temperaturdifferenz zwischen der Hautoberfläche und der Atmosphäre ist. Endlich werden nicht

ganz unerhebliche Wärmemengen dazu verbraucht, um die Einnahmen des Körpers: die Luft, die Speisen und Getränke, die fast durchweg niederer temperiert sind als der Körper, auf die Körpertemperatur zu bringen. Die Summe aller dieser Abkühlungen ist um so bedeutender, je größer die Oberfläche des Körpers und der Temperaturunterschied zwischen dieser und der Außenluft ist, je mehr Wärme also der Körper durch Strahlung, Leitung und Verdampfung verliert. Die Gesamtmenge der von einem Tier abgegebenen Wärme kann man mittels des Kalorimeters bestimmen.

Fig. 42.



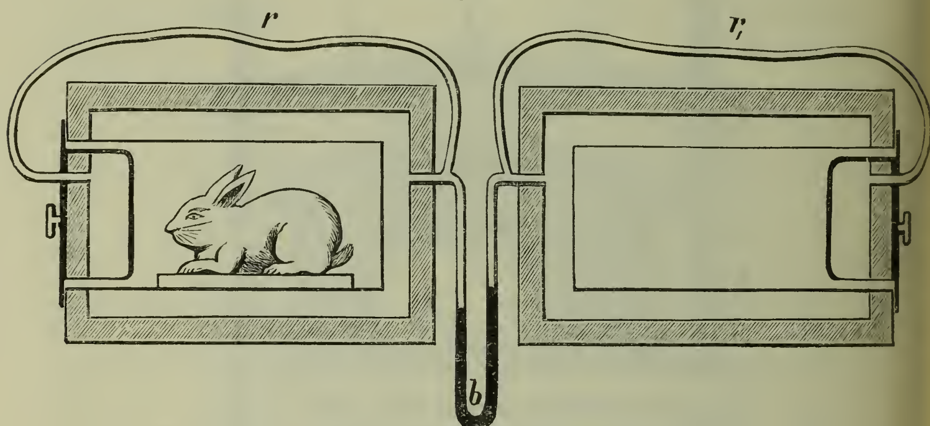
Wasserkalorimeter.

Das Wasserkalorimeter von Dulong (Fig. 42) besteht aus einem Metallkasten, in den das lebende Tier hineingesetzt wird; dieser Kasten ist von einem größeren umschlossen, und der Raum zwischen beiden mit einer gemessenen Menge Wasser erfüllt. Vom Innenkasten geht eine Röhre D ab, die, das Wasser durchsetzend, nach außen mündet, und durch die das Tier Luft einsaugt. Das die Luft abführende Rohr D' verläuft in zahlreichen Schlangenwindungen, um die Wärme der Ausatmungsluft vollständig an das Wasser abgeben zu können, das auch von den Wänden des Innenkastens die Wärme erhält, die das Tier durch Strahlung, Leitung etc. verliert. Zur Verhütung der Wärmeabgabe seitens des Außenkastens an die Luft umgibt man denselben zweckmäßiger Weise noch mit einem Mantel und füllt den Zwischenraum zwischen Mantel und Kasten mit schlechten Wärmeleitern (Werg, Wolle, Haare) aus. Aus der Temperaturzunahme der Wasserschicht von bekannter Menge läßt sich die Wärmeabgabe leicht in Wärmeeinheiten oder Kalorien berechnen, indem eine Kalorie derjenigen Wärmemenge entspricht, welche erforderlich ist,

um 1 Liter (Kilo) Wasser von 0° auf 1° C. zu bringen (S. 316); man bezeichnet diese „große oder Kilokalorie" mit Ca. Für manche Fälle ist es bequemer, als Einheit eine kleinere Größe zu haben, z. B. die Wärmemenge, welche 1 g Wasser um 1° C. erwärmt, „kleine oder Grammkalorie" oder ca.

Als genauer und für die Untersuchungen bequemer haben sich die Luftkalorimeter erwiesen, wie sie nach Richet's und d'Arsonval's Vorgange von I. Rosenthal und von Rubner konstruiert worden sind; hier (Fig. 43) befindet sich zwischen Innen- und Außenkasten, anstatt des Wassers, Luft, deren Ausdehnung, durch die vom Versuchstier abgegebene Wärme bewirkt, direkt gemessen wird; diese Apparate bedürfen einer Graduierung durch eine konstante Wärmequelle. Rosenthal mißt die Ausdehnung der Luft mittels

Fig. 43.



Luftkalorimeter mit Differentialmanometer.

eines Differentialmanometers b, das mit gefärbtem Petroleum gefüllt und zur Korrektur der durch die Luftdruckänderungen bedingten Volumenänderungen der Luft am anderen Schenkel des U-Rohres mit einem genau gleich großen, aber leeren Kalorimeter verbunden ist. Die Schwankungen der Flüssigkeit in b können übrigens auch selbsttätig aufgeschrieben werden.

Mittels des Kalorimeters läßt sich die Wärmeabgabe des ganzen Tieres für eine bestimmte Zeit ermitteln; um vergleichbare Werte zu gewinnen, reduziert man sie auf die Körpergewichtseinheit. Nach den (korrigierten) Bestimmungen von Gavarret, Senator, Rosenthal, Rubner u. A. gibt an Wärme ab pro Kilo Tier und eine Stunde:

Pferd	1·3 Ca	Meerschweinchen . .	7·5 Ca
Mensch, erwachsen . .	1·5 „	Ente	6·0 „
Kind (7 kg)	3·2 „	Taube	10·0 „
Hund (30 kg)	1·7 „	Ratte	11·3 „
„ (3 kg)	3·8 „	Maus	19·0 „
Kaninchen	5·6 „	Sperling, Grünfinke .	35·0 „

Daraus folgt, daß je kleiner das Tier, um so größer seine Wärmeabgabe ist. Es ist dies auch leicht zu verstehen. Denken

wir uns den Tierkörper in Kugelform, so wissen wir, daß die Oberfläche einer Kugel mit dem Quadrat des Radius wächst, während ihr Inhalt mit dem Kubus zunimmt. Eine Kugel, deren Inhalt achtmal soviel beträgt als der einer anderen, hat nur eine viermal so große Oberfläche, oder mit anderen Worten: je kleiner die Kugel, um so relativ größer ihre Oberfläche; je größer die Kugel, desto relativ kleiner ihre Oberfläche. Das Gleiche trifft für den unregelmäßig gestalteten Tierkörper zu; je kleiner das Tier, je geringer sein Körpergewicht, desto größer ist verhältnismäßig seine Oberfläche. So besitzt nach Rubner pro Kilo Tier an Oberfläche in qcm: Frosch 3059, Huhn 1014, Kaninchen 946, Hund 726—344, Mensch 287. Da nun die Wärmeabgaben zu 80 pCt. (S. 325) auf Strahlung, Leitung und Verdunstung von der Hautoberfläche zurückzuführen sind, so müssen sie um so höher ausfallen, je kleiner das Tier ist. Dementsprechend ist der Wärmeverlust der Ente 4mal, der der Taube 7mal, der des Sperlings sogar 22mal so groß als der des Menschen. Aus dem nämlichen Grunde ist selbst bei derselben Tierspezies (Mensch, Hund) die Wärmeabgabe verhältnismäßig um so größer, je jünger und kleiner das resp. Tier ist.

Quelle der tierischen Wärme. Da ungeachtet der ständigen Wärmeausgaben der Körper der Säugetiere eine konstante Temperatur bewahrt, so muß notwendigerweise in ihm selbst eine Wärmequelle vorhanden sein, die jenen unablässigen Wärmeverlusten die Wage hält. In der Tat wird, wie Lavoisier (1777) zuerst scharfsinnig entwickelt hat, die Wärme im Tierkörper selbst erzeugt durch die chemischen Prozesse, die sich dauernd in ihm abspielen und zum Zerfall der organischen Körper- und der Nahrungsbestandteile, in letzter Instanz zu Wasser, Kohlensäure, Harnstoff und Schwefelsäure führen. Der Stoffwechsel des Tierkörpers stellt sich in Form von Oxydations- und Spaltungsprozessen dar (S. 307), und daß insbesondere bei ersteren eine reichliche Wärmebildung statthat, ist bekannt. Es ist demnach die tierische Wärme nichts anderes als die Verbrennungswärme der durch den inspirierten Sauerstoff verbrannten Eiweiße, Fette und Kohlehydrate; je mehr Kohlensäure und Wasser gebildet wird, je mehr Eiweiß zu Harnstoff zerfällt, desto größer ist die Wärmebildung. Da nun diese chemischen Prozesse sich überall im Tierkörper abspielen, so muß notwendigerweise überall im Körper Wärme gebildet werden, nur in den verschiedenen Organen in verschiedener Intensität. Die wichtigsten Organe in dieser Beziehung sind die Muskeln, die ja in ihrer Gesamtheit, wenn man vom Skelett absieht, 50 pCt. der Körpermasse ausmachen. Bei jeder Muskelkontraktion wird, wie wir noch sehen werden, Wärme gebildet, und zwar macht diese den größten Teil der erzeugten Gesamtenergie (Arbeit + Wärme) aus. Daher erhöht auch, wie schon erwähnt, vermehrte Muskeltätigkeit die Eigenwärme, und sie ist auch ein wesentlicher Regulierungsfaktor bei vermehrter Wärmeabgabe.

Soviel Wärme bei der Verbrennung einer Substanz außerhalb des Körpers entsteht, genau ebensoviel muß bei der Oxydation zu denselben Endprodukten innerhalb des Tierkörpers gebildet werden, und zwar gleichviel, ob die Oxydation direkt oder erst durch Zwischenstufen hindurch bis zu den Endprodukten erfolgt.

So entstehen bei der Verbrennung von

1 g Wasserstoff zu Wasser . .	34·5 Ca	(nach Favre und Silbermann)
1 „ Kohlenstoff zu Kohlensäure	8·1 „	„ „ „ „
1 „ Eiweiß	5·8 „	(nach Rubner)
1 „ Eiweiß im Körper (nach Abzug von $^1/_3$ g gebildeten Harnstoff)	4·1 „	„ „
1 „ Zucker	4·1 „	(nach Rechenberg)
1 „ Fett	9·5 „	(nach Stohmann).

Es geben also 1 g Eiweiß (zu Harnstoff verbrannt) und 1 g Kohlehydrat die gleiche Wärmemenge, solche Stoffmengen nennt man „isodynam“. Aus obigem folgt, daß isodynam ist

1 g Fett = 2·3 g Eiweiß = 2·3 g Kohlehydrat.

Auf diese Weise erhält man erst die Möglichkeit, die verschiedenen Nahrungstoffe und Nahrungsmittel für die Leistungen des Körpers, für den Gesamtstoffwechsel (Kraftwechsel im weiteren Sinne) zu bestimmen und zu vergleichen. Ist also die gebildete Wärme nur die Verbrennungswärme von den im Körper stattfindenden chemischen Prozessen, in erster Linie den Oxydationen, so muß die Größe der gebildeten Wärme durch die Verbrennungswärme der im Körper zerstörten Bestandteile gedeckt werden. Während nun die älteren Versuche stets einen Fehlbetrag der aus der Verbrennung der im Körper verbrauchten Stoffe berechneten gegenüber der tatsächlich gebildeten Wärmemenge um 25—10 pCt. ergeben hatten, liefern neuere Versuche von Rubner den Beweis dafür, daß die Verbrennungswärme der im Körper oxydierten Stoffe, aus der exspirierten Kohlensäure und Wassermenge, sowie aus der ausgeschiedenen Harnstoffmenge berechnet, die in der gegebenen Zeit vom Tier tatsächlich gelieferte Wärmemenge hinreichend genau deckt.

Eine nicht unbeträchtliche Wärmemenge entsteht im sonst ruhenden Tierkörper durch Umsetzung von mechanischer Arbeit in Wärme. Die mechanische Arbeit des Herzens, die den Blutkreislauf unterhält, wird zum größten Teil durch die Widerstände innerhalb des Blutgefäßsystems konsumiert (S. 71) und erscheint in Gestalt von Wärme wieder; die mechanische Arbeit des Herzens, deren Gesamtgröße (S. 75) für den Menschen 26583 mk = 63 Ca (S. 316) und für das Pferd 80323 mk = 189 Ca betragen mag, kommt dem Körper als Wärmeeinheit zu gute. Dasselbe trifft für die Respirationsarbeit (Leistung der Atemmuskeln) zu, die nach Zuntz für den Menschen 13000 mk = 31 Ca betragen dürfte.

Größe der Wärmebildung. Ein erwachsener ruhender Mensch von 70 kg produziert nach einer Berechnung von Helmholtz (1846) in 24 Stunden etwa 2400 Wärmeeinheiten (also etwa

1·5 Ca pro Kilo und Stunde); diese Wärmemenge würde ausreichen, um seinen Körper (die spezifische Wärme desselben im Mittel zu 0·83 angesetzt) von 0° auf 40° C. zu erwärmen. Nach Gavarret bildet ein Pferd von 412 kg in 24 Stunden 12000 Wärmeeinheiten; diese Wärmemenge reicht aus, um den Körper des Pferdes von 0° auf 36·5° C. zu bringen. Da nun die Temperatur des Säugetierkörpers sich konstant erhält, so muß ebensoviel Wärme, als gebildet worden, auch zu Verlust gehen. Es verliert also der Mensch in 24 Stunden 2400, das Pferd rund 12000 Wärmeeinheiten. Wie verteilt sich nun diese Wärmeabgabe auf die einzelnen Posten, wie gestaltet sich die Wärmebilanz? Es läßt sich berechnen, daß auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der Körperoberfläche rund 80 pCt., auf Verdunstung von den Lungen etwa 12 pCt. des Wärmeverlustes entfallen; der Rest von 8 pCt. verteilt sich auf die Abgaben behufs Erwärmung der Atemluft, der Speisen und Getränke auf Körpertemperatur. Diese Bilanzaufstellungen gelten nur für den ruhenden Menschen resp. das ruhende Pferd.

Wärmebilanz für den ruhenden Menschen:

1. Wärmeeinnahmen.

Kostmaaß (S. 284)	100 g Eiweiß	410 Ca
	60 „ Fett	570 „
	400 „ Kohlehydrate	1640 „
		2620 Ca

2. Wärmeausgaben.

Zur Erwärmung der Speisen und Getränke	100 Ca
„ „ „ Atemluft (zu 10° C. angenommen)	100 „
450 g Wasser, von den Lungen verdunstet	350 „
Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der äußeren Haut	2000 „
	2550 Ca

In neueren Versuchen hat Atwater auf kalorimetrischem Wege für einen Mann von 66·5 kg bei Arbeit im Mittel pro Tag 3739 Ca gefunden, bei Ruhe 2329 Ca, während im Schlafe für die Stunden 1—7 Uhr Vorm. 442 Ca (= rund 1·1 Ca pro Kilo und Stunde) produziert wurden.

Verteilung und Ausgleichung der Wärme. Die chemischen Prozesse, welche die Quelle der tierischen Wärme sind, verlaufen in den verschiedenen Organen und Geweben mit wechselnder Lebhaftigkeit, ziemlich intensiv schon in den Drüsen (S. 319) und noch viel intensiver, wie wir sehen werden, in den Muskeln bei deren Tätigkeit; wenn nun ungeachtet dessen im Innern des Tierkörpers die Temperatur nur wenig variierend gefunden wird, so rührt dies daher, daß das zu allen und von allen Organen strömende Blut vermöge seiner großen Strömungsgeschwindigkeit (beim Menschen vollzieht das Blut in weniger als einer Minute einen Umlauf [S. 68]) die Temperatur mehr

oder weniger zur Ausgleichung bringt; je mehr Blut in der Zeiteinheit ein Organ durchsetzt, desto wärmer erscheint dieses ceteris paribus, weil ein desto reichlicherer Ersatz für die beständigen Wärmeverluste stattfinden kann. Am meisten Wärme gibt die äußere Haut ab, deren Wärmebildung selbst nur gering ist; daher findet man, obwohl ihr stets reichlich Wärme von dem sie durchströmenden und aus dem Körperinnern herkommenden Blut zugeführt wird, auf der Haut die niederste Temperatur, die unter Umständen bis zu 15° C. weniger als die der geschlossenen Körperhöhlen und des Blutes betragen kann (S. 320). Zwischen dieser relativ kalten „Rindenschicht" und dem Innern, von Rosenthal treffend „Kern des Tierkörpers" genannt, in dem sich die höchste und eine fast konstante Temperatur findet, liegt eine schmale intermediäre Zone, in der die Temperatur von außen nach innen ansteigt. Die Temperaturdifferenz zwischen Rindenschicht und Kern ist um so größer, je geringer die Zirkulationsgeschwindigkeit, und umgekehrt.

Regulation der Eigenwärme. Die Lebensprozesse bei den Homoiothermen können nur bei konstanter Temperatur oder bei Schwankungen derselben innerhalb sehr enger Grenzen stattfinden. Nun schwankt aber die Temperatur der Luft innerhalb weiter Grenzen auf und ab, es wird sonach auch ihre Wärmeabgabe beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein. Es fragt sich daher, welche Vorkehrungen sind im Organismus zum Schutz gegen sehr hohe und sehr niedrige Außentemperatur getroffen? A priori sind drei Möglichkeiten denkbar: entweder der vermehrten oder verminderten Wärmeabgabe paßt sich die Wärmeproduktion genau an, oder die letztere bleibt mehr oder weniger unverändert, und es kommt die Wärmekonstanz durch entsprechende Modifizierung der Wärmeabgaben zu stande, oder endlich, es ändern sich beide Faktoren. Tatsächlich werden zunächst die Wärmeabgaben seitens der äußeren Haut, die bis zu $^4/_5$ des gesamten Wärmeverlustes bilden (S. 325), beschränkt bezw. gesteigert und erst, wenn diese Regulation nicht ausreicht, die Wärmeproduktion herabgesetzt bezw. vermehrt. Die zunächst stärkere Abkühlung der Hautoberfläche bei erniedrigter Außentemperatur ist mit einem subjektiven Frostgefühl verbunden, das von der Haut ausgeht, deren an die Haarbälge sich ansetzenden (S. 262) glatten Muskelfasern, Mm. arrectores pili, sich infolge der Kälte zusammenziehen und damit die Haut straffer machen, das Volumen der Haut verringern. Außerdem kontrahieren sich die kleinen Blutgefäße der Haut, es fließt durch die Haut in der Zeiteinheit eine erheblich geringere Blutmenge, und damit ist die wärmeabgebende Oberfläche verringert, es wird weniger Wärme nach außen abgegeben. Ferner stockt bei Kälte die Schweißabsonderung und die Wasserverdunstung von der Haut, die sonst erhebliche Wärmemengen latent macht. Die Einschiebung des Panniculus adiposus, einer schlecht wärmeleitenden, isolierenden Schicht zwischen die Haut und das Körperinnere, be-

schränkt, wie schon C. Bergmann hervorgehoben, die Wechselwirkung zwischen beiden vorzugsweise auf das zirkulierende Blut; in dieser Weise wirkt noch stärker das bis zur Unförmlichkeit des Körpers entwickelte Fettpolster bei den Eskimos und Lappen. Die Wärmeabgabe von der Haut wird noch dadurch herabgesetzt, daß die Tiere im Winter eine dichtere Kleidung anlegen, sich mit schlechteren Wärmeleitern umgeben. Der Mensch kleidet sich bei Kälte wärmer, er legt die die Wärme schlecht leitenden Wollstoffe an; bei den Tieren werden zum Winter die Haare, der Pelz resp. die Federn dichter. Alle diese Stoffe leiten an sich die Wärme viel besser als die Luft; sie haben aber ihre Bedeutung als schlechte Wärmeleiter dadurch, daß sowohl zwischen ihnen und der Haut als auch zwischen ihnen selbst, als auch in ihren Maschen eine relativ stehende Luftschicht, nach Pettenkofer von 25⁰—30⁰ C. erzeugt wird, welche die Abkühlung in gleicher Weise beschränkt, wie die stehende Luftschicht zwischen den Doppelfenstern die Abkühlung unserer Wohnräume. Absolut still stehen darf die schlecht leitende Luftschicht am Körper freilich nicht, weil sie sich sonst bald mit Wasserdampf sättigt und eine weitere Wasserabgabe von der Haut verhindert; dadurch können Beschwerden und Gefahren (s. u.) für den Körper entstehen. Diese durch die Kleidung bewirkte Ersparnis im Wärmeverlust beträgt schon bei Zimmertemperatur nach Rubner 20 pCt. Ein nackter Mensch vermag nach Senator nur dann seine Eigenwärme zu behaupten, wenn die Umgebungstemperatur mindestens 27⁰ C. beträgt. Soll dieser Schutz aber wirksam sein, so müssen Haut, Haare oder Federn trocken sein; wird der Pelz naß, so hört der Schutz auf. Bei den in Wasser lebenden Säugern (Flossenfüßer und Waltiere), denen der Pelz in dieser Hinsicht gar nichts nützen würde, tritt das Unterhautfettgewebe in um so reichlicherer Entwicklung auf und dient hier als ein wirksames Mittel zur Beschränkung der Wärmeableitung. Indessen scheint auch dieser durch Bedeckung bezw. durch das Fettpolster der Haut gelieferte Schutz gegen Abkühlung bei sehr starker Differenz zwischen Haut- und Außentemperatur nicht auszureichen, die Wärmeabgabe nach außen steigt an, und zur Erhaltung der Temperaturkonstanz muß nun auch die Wärmebildung dementsprechend zunehmen. Infolge der gesteigerten Oxydation im Körper macht sich ein stärkeres Nahrungsbedürfnis geltend: instinktiv nehmen die Menschen im Winter mehr Fettspeisen zu sich; die Fette sind ausgezeichnete Wärmebildner, indem ihre Verbrennungswärme fast 2½ mal so groß ist, als die der Eiweiße (bis zu Harnstoff) und Kohlehydrate (S. 324). Endlich tritt bei Kälte nach A. Löwy auf dem Wege des Reflexes Muskelzittern und Muskelspannung auf, auch bewegen sich die Tiere in der Kälte lebhafter als bei warmer Außentemperatur; daß der Muskel bei seiner Kontraktion, die gleichfalls mit Vermehrung der CO_2-Bildung einhergeht, der Herd einer beträchtlichen Wärmebildung ist, werden wir später betrachten. Aber abgesehen von der mit der Muskelbewegung und

Muskelspannung verbundenen gesteigerten Wärmebildung wirkt nach Zuntz u. a., zumal bei kleineren Säugern (S. 291), die Kälte als Reiz auf die Hautnerven; infolge davon kommt es auf nervösem Wege zu einer Steigerung der chemischen Prozesse im Muskel und damit auch zu vermehrter Wärmebildung (vergl. die Physiologie des Rückenmarks).

Steigt die Außentemperatur stark, so erschlaffen die Muskelfasern der Haut, die Blutgefäße der Haut erweitern sich, es findet nun seitens des reichlicher zuströmenden Blutes eine erhöhte Wärmeabgabe statt. Die Haut wird feucht, die Schweißdrüsen beginnen zu sezernieren, weiterhin bricht profuser Schweiß aus, der Schweiß verdampft und macht eine große Wärmemenge latent. Es kommt der Schweißsekretion die wichtigste Rolle für die Regulation der Eigenwärme zu. Je heißer und trockner die Luft, desto mehr Schweiß wird abgesondert und desto mehr Wärme wird durch den verdunsteten Schweiß dem Körper entzogen. Bei hoher Außentemperatur und starker Körperarbeit können 60—90 pCt. der gesamten gebildeten Wärme nach Zuntz vom verdampften Wasser gebunden werden. Bei Tieren, die nur wenig schwitzen, wie die Karnivoren (S. 260), wird bei großer Hitze die Atmung sehr frequent (Wärmepolypnoe); so wird von den Lungen reichlicher Wasser abgegeben und ebenso von der Maul- und Zungenschleimhaut, die Zunge hängt aus dem offenen Maule heraus. Ferner legt der Mensch bei hoher Außentemperatur leichtere und durchlässigere Kleidung an und bevorzugt die helleren Kleiderstoffe, weil diese weniger Wärmestrahlen aufnehmen als die dunklen oder gar schwarzen. Mit Beginn der wärmeren Jahreszeit verlieren die Tiere ihr dichtes straffes Winterhaar. Abgesehen von der so bewirkten Steigerung der Wärmeabgaben des Körpers nimmt auch die Wärmebildung ab: das Nahrungsbedürfnis ist geringer, in heißen Klimaten nehmen die Menschen weniger Fett zu sich, auch verhalten sich Menschen und Tiere bei hoher Außentemperatur möglichst ruhig und bilden bei geringerer Muskeltätigkeit auch weniger Wärme. Endlich wird bei hoher Außentemperatur durch Vermittelung des Nervensystems die Wärmebildung in den Muskeln herabgesetzt.

Grenzen der Wärmeregulation. Die eben geschilderte Regulation, die übrigens beim Neugeborenen nur unvollkommen ist und sich erst im Verlauf der 2. Lebenswoche zur vollen Höhe entwickelt, besteht indes nur innerhalb gewisser Grenzen nach oben und unten. Schon der Aufenthalt in einem Medium, dessen Temperatur der des Körpers nahe kommt, also von ca. 37°—40° C., führt zu großen Beschwerden, besonders wenn die Luft für ihre Temperatur feucht d. h. mit Wasserdampf nahezu gesättigt ist. Alsdann kann der Tierkörper weder durch Strahlung noch durch Leitung noch durch Verdunstung Wärme abgeben, es steigt somit seine Eigenwärme, und zwischen 43° und 44° C. tritt bei sehr gesteigerter Puls- und Atemfrequenz (Wärmepolypnoe) der Tod unter Krämpfen ein. Treten zu der Steigerung der Eigenwärme infolge

hoher Umgebungstemperatur noch andere wärmebildende Einflüsse wie starke Muskelaktion oder Behinderung der Wärmeableitung von der Haut infolge zu starker Bekleidung, so können Temperatursteigerungen bis zu 44° C. und zumeist der Tod eintreten, wie beim Hitzschlag, der Arbeiter auf freiem Felde oder Soldaten auf dem Marsche befällt. Bei excessiver Wärmeabgabe sinkt auch die Körpertemperatur stetig ab. Dabei treten Störungen zuerst von seiten der höheren Hirnteile auf (Neigung zu Schlaf, soporöser Zustand), bis dann auch die in der Medulla oblongata gelegenen, für die unmittelbare Erhaltung des Lebens notwendigen Zentren erlahmen. Beim Erfrieren hat man Temperaturen von 25°—26° C. vor dem Tode beobachtet. Im allgemeinen wird Temperaturabnahme leichter ertragen als Temperaturzunahme. Denn bei einer Außentemperatur, die 60° unter der Bluttemperatur liegt, vermag der Organismus noch leidlich zu bestehen, während er bei einer Temperatur, die 60° über der Bluttemperatur liegt, in wenigen Minuten zu Grunde geht.

In einem Dampfbade von 60° starben Katzen und Kaninchen nach 4 Stunden, in heißer Luft von 80° Hunde schon nach $1/2$ Stunde. Aber auch zu große Kälte wirkt infolge der allzu reichlichen Wärmeabgabe, die nicht durch eine entsprechende Steigerung der Wärmeproduktion kompensiert wird, auf Säugetiere deletär. Durch Eintauchen in Eiswasser kann man im Laufe von wenigen Stunden die Temperatur von Tieren bis auf 20° C herabsetzen, dann erlischt die Atmung, „Erfrieren". Bringt man, wenn die Temperatur auf 25° gesunken ist, die Tiere in höhere Temperaturen, so können sie, zumal bei Unterhaltung künstlicher Atmung, allmählig ihre Eigenwärme wiedererlangen. Aufenthalt in kalter Luft wird von den Tieren besser vertragen, als im gleich temperierten kalten Wasser, weil dieses, ein besserer Wärmeleiter als die Luft, schneller und reichlicher Wärme entzieht als die kalte Luft.

Nach Bedecken der ganzen Hautoberfläche oder des größten Teils der Haut, bei dem sog. Ueberfirnissen der Haut hat man bei Warmblütern zumeist tödlichen Ausgang gesehen; der Ausfall der Hautatmung bezw. die Retention hypothetischer (nicht nachgewiesener) schädlicher Stoffe infolge unterdrückter Hautatmung kann die Ursache des Todes nicht sein (S. 104). Rosenthal und Laschkewitsch haben gezeigt, daß bei Firnissung der Hautoberfläche die darunter liegenden Hautgefäße stark erweitert sind und nun in kalter Umgebung bedeutend mehr Wärme verlieren als gleich große ungefirnißte, daher sinkt die Körpertemperatur allmählich tiefer und bei 20° tritt der Tod ein. Wurde der übermäßige Wärmeverlust der gefirnißten Kaninchen durch Umhüllen derselben mit schlechten Wärmeleitern (Watte) verhütet, so sank die Eigenwärme nicht, und die Tiere blieben am Leben; ebenso wenig zeigen sich abnorme Erscheinungen, wenn man solche Tiere in einem auf 20—25° C. temperierten Raum hält. Nach Ellenberger und Hofmeister sollen Schweine, Hunde und Pferde nach Lackieren der halben Körperoberfläche nur vorübergehend Temperaturerniedrigung und Mattigkeit zeigen, aber am Leben bleiben.

Nach Verletzungen des Rückenmarks und verschiedener Hirnteile (Pons, Pedunculi, Groß- und Kleinhirn) hat man bald Steigerung, bald Sinken sowohl der Gesamttemperatur als der lokalen Temperatur gesehen, was

nach Rosenthal auf vasomotorische Einflüsse, d. h. Erweiterung bezw. Verengerung der Gefäße und dadurch bedingte gesteigerte bezw. verringerte Wärmeabgabe zurückzuführen ist; am Sinken der Temperatur nach Rückenmarksdurchschneidung mag zum großen Teil auch der Ausfall der hauptsächlichsten Quelle der Wärmeproduktion, der Muskelbewegungen Schuld sein. Ein direkter Einfluß auf die Wärmeproduktion ist von Ott sowie von Aronson und Sachs nur nach Läsionen des Streifenhügels und des basalen Marklagers vom Gehirn nachgewiesen. Wenn man eine feine Nadel in der Richtung auf diese Teile durch das Gehirn führt (Wärmestich), so tritt nach einigen Stunden eine Temperatursteigerung (bis zu 2° C.) ein und eine Vermehrung des Gesamtstoffwechsels und der kalorimetrisch bestimmten Wärmeabgabe (um etwa 20 pCt.)

In verschiedenen, mit bedeutenden Temperatursteigerungen einhergehenden Krankheiten, namentlich beim Starrkrampf (Tetanus) und bei Infektionskrankheiten, ist unmittelbar nach dem Tode ein schnelles Ansteigen der Temperatur beobachtet worden bis zu 45° C., die sog. postmortale Temperatursteigerung; sie beruht auf einer Fortdauer der Wärmebildung noch während einer gewissen Zeit nach dem Tode, wahrscheinlich ist auch die nach Fick und Schiffer mit der Totenstarre der Muskeln und mit der Gerinnung des Blutes verbundene Wärmeentwickelung dabei beteiligt. Andererseits ist infolge der sistierten Blutzirkulation eine der wesentlichsten Quellen der Abkühlung des Körpers beträchtlich eingeschränkt; der tote Körper muß daher bedeutend weniger Wärme verlieren als der lebende, zumal auch der Wärmeverlust an die Luft in den Lungen und durch Wasserverdunstung fortfällt.

Winterschlaf. Unter den Säugetieren haben zeitweilig auffallend niedrige Körpertemperatur: Murmeltier, Siebenschläfer, Haselmaus, Igel, Hamster, brauner Bär, Dachs, Ziesel, Fledermaus. Sie verfallen bei niederer Außentemperatur (+ 5 bis − 8° C.) in einen lethargischen Schlaf, den sog. Winterschlaf. Die Zahl der Atemzüge beträgt beim Murmeltier 2—8, auch die Herztätigkeit ist auf 14—36 in der Minute verlangsamt. Bei der Außentemperatur von 1° beträgt die Eigenwärme derselben nur 3—5°, sodaß sie sich ganz kalt anfühlen. Während des Winterschlafs nehmen diese Tiere keine Nahrung zu sich; ihre Sauerstoffaufnahme ist nach Regnault und Reiset auf $^1/_{25}$ der Norm reduziert und von diesem aufgenommenen Sauerstoff erscheinen höchstens $^3/_5$ in der ausgeschiedenen CO_2 wieder, der respiratorische Quotient (S. 87) beträgt nur 0·4—0·59. Im Frühjahr erwachen sie abgemagert, mit verzehrtem Fett. Ebenso erwachen Winterschläfer, sobald die Temperatur der Umgebung erhöht wird, oder auf äußere Reize aller Art. Mit dem Erwachen steigt ihre Körperwärme schnell, in 2—3 Stunden z. B. von 8 auf 32° C., an und erreicht binnen wenigen Stunden das Maximum, wie vor dem Einschlafen. Dabei findet nach Merzbacher in der Wiederherstellung ein allmähliches Fortschreiten von medullären und subcorticalen zu corticalen Funktionen statt. Winterschlafenden Tieren ähnlich verhalten sich Warmblüter, deren Körpertemperatur z. B. durch Berieselung der Leibeshöhle mit kalter Kochsalzlösung langsam auf 30 bis 26° C. herabgesetzt wird.

Wärmebildung bei Arbeitsleistung. Alle unsere bisherigen Betrachtungen über den Wärmehaushalt des Tierkörpers galten nur für den Fall des (abgesehen von der zur Unterhaltung des Lebens erforderlichen Tätigkeit der Atem- und Herzmuskulatur)

ruhenden Säugetierkörpers, in dem fast die gesamte Verbrennungswärme der Ingesta resp. des zerstörten Körpermaterials auch als Wärme auftritt. Wenn nun der Tierkörper äußere mechanische Arbeit leistet, so wird nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie (S. 316) ein Teil dieser Verbrennungswärme in mechanische Arbeit verwandelt. Für die der tierischen Maschine in mancher Hinsicht ähnlichen Verhältnisse unserer Dampfmaschinen hat es sich ergeben, daß (praktisch) höchstens $^1/_8$ der dem Kesselwasser mitgeteilten Wärme in Arbeit verwandelt werden kann, $^7/_8$ gehen als freie Wärme unbenutzt fort. Erheblich günstiger als die Dampfmaschinen ist in dieser Beziehung der Tierkörper angelegt, da dieser nach Fick und Zuntz 30, in maximo 40 pCt. seiner Verbrennungswärme in Arbeit umsetzen kann. Verrichtet der Körper Arbeit, so sind auch seine Wärmeeinnahmen erheblich vergrößert, wie schon aus der Zunahme der Kohlensäure-Ausscheidung und der Eigenwärme bei der Muskeltätigkeit hervorgeht. Eingehender werden wir uns hiermit bei der Lehre von den chemischen Prozessen und der Wärmebildung im tätigen Muskel zu beschäftigen haben (S. 361).

2. Physiologie der Bewegungen.

Die verschiedenen Formen von Bewegungen, die im Tierreich vorkommen, lassen sich, wenn man von der Molekularbewegung absieht, im wesentlichen in drei Gruppen bringen: Protoplasmabewegung, Flimmerbewegung, Muskelbewegung.

Robert Brown beobachtete (1827) die Molekularbewegung feiner aufgeschwemmter Teilchen (Zinnober, Kohlenpulver) in tropfbaren Flüssigkeiten unter dem Mikroskop. Auch die im Innern lebender Zellen schwimmenden Körnchen, so der Speichel-, Schleim- und Eiterkörperchen lassen eine Molekularbewegung erkennen. Hier handelt es sich nur um Strömungen der Zellflüssigkeit, durch welche die in ihr schwimmenden leichten Teilchen fortgerissen werden, also um rein passive Bewegungen.

Protoplasmabewegung. Bei den niedersten organischen Wesen, den Protozoën oder Protisten, die nur aus Klümpchen einer gallertartigen Masse, Protoplasma, mit einem bläschenförmigen Kern bestehen, findet sich wie in den Pflanzenzellen die sog. Protoplasmabewegung. Bei der Durchsichtigkeit des Protoplasmas sieht man direkt nur die Bewegungen der Körnchen im Innern. Zu jenen Tieren gehören die Rhizopoden, Myxomyzeten und Polythalamien; die bekanntesten von ihnen sind die Amöben. Diese, welche an Umfang die weißen Blutzellen (Fig. 5, S. 25) um ein Vielfaches übertreffen, sieht man, neben der ebenfalls wahrnehmbaren Körnchenbewegung im Innern, einzelne Fortsätze hervorstrecken, die nach und nach sich verlängern, verdicken, einen großen Teil des Protoplasmas in sich aufnehmen und so eine Ortsverschiebung des Zellleibes bewirken; dann werden die Fortsätze wieder eingezogen, an anderen Stellen neue vorgeschoben u. s. f. Bei den beschalten

Rhizopoden z. B. den Gromien sitzt das Tier im Innern einer zarten kalkhaltigen Hülle und tritt mittels feiner Fortsätze „Scheinfüße oder Pseudopodien“ durch eine oder mehrere Oeffnungen der Schale mit der Außenwelt in Verkehr. Außer diesen kriechenden Ortsbewegungen sieht man jene Tiere Fortsätze über (im umgebenden Wasser suspendierte) Pigment- und Fetttröpfchen ausstrecken, diese umfließen und mit Hilfe derselben in ihr Inneres aufnehmen, „fressen“ (Phagocytose, S. 25). Solche Protoplasmabewegung zeigen auch manche Pigmentzellen; im Ruhezustande rundliche schwarze Platten, gehen sie bei der Tätigkeit in bräunliche Sternfiguren über. Höhere Temperaturen bis zur Blutwärme hinauf beschleunigen nach M. Schultze die Bewegungen, über 45° C. hinaus sistiert die Bewegung, die Zellen werden kuglig, das Eiweiß des Protoplasmas gerinnt, „Wärmestarre“. Erwärmt man einen Objektträger, auf dem sich Paramäcien, in Wasser verteilt, befinden, auf der einen Seite auf 35°—38° C., so fliehen die Tiere nach der abgewandten, kälteren Seite, „Thermotaxis“. Läßt man kurzdauernde häufig unterbrochene elektrische Ströme (Induktionströme) durch die Zellen gehen, so werden die Fortsätze eingezogen. Sauerstoffmangel wirkt lähmend, ebenso Chloroformdämpfe; bei Durchleitung von Sauerstoff-haltiger Luft kann Erholung eintreten.

Auf die Bewegung nackter Protoplasmakörper wirkt der galvanische Dauerstrom (konstanter Strom) richtend ein dank einer verschiedenen polaren Wirkung an der Eintritt- und Austrittstelle; so sieht man manche Amöben gegen die Polplatte wandern, durch die der Strom austritt (negative Elektrode, Kathode), „Galvanotaxis“. Reize, die von einer Seite her einwirken, besonders chemische, z. B. außerordentlich verdünnte Zitronensäure, können einen richtenden Einfluß auf Zellen ausüben, „Chemotaxis“, sodaß diese sich entweder zu der Reizquelle hin (positive Chemotaxis) oder von der Reizquelle fortbewegen (negative Chemotaxis).

Manche Rhizopoden, z. B. Pelomyxa, werden durch Licht gereizt (Engelmann): bei plötzlicher Belichtung ziehen sie sich zusammen, „Phototaxis“. Die lebendige Substanz der Rhizopoden wendet sich bei Berührung mit einer festen Unterlage dieser zu, „Thigmotaxis“ (Verworn), bei starker Berührung von der Unterlage ab. Manche Rhizopoden des Meerwassers oxydieren so kräftig, daß dabei Lichtentwicklung stattfindet, „Leuchttiere“ (S. 302).

Dem Chamäleon (einer etwa $1/2$ m langen Eidechse) kommt die Eigenschaft zu, unter gewissen Bedingungen seine Farbe zu ändern. Brücke hat diese Erscheinung auf die Protoplasmabewegung der in der Haut gelegenen Pigmentzellen zurückgeführt. Durchschnitt er eine Anzahl Hautnerven, so änderte sich die Hautfarbe; noch schärfer ist durch Biedermann's Versuche der Einfluß des Nervensystems auf diese besondere Art von Protoplasmabewegung sicher gestellt. Auch die Zellen der Hornhaut sollen Protoplasmabewegung zeigen, insbesondere nach Kühne auf Nervenreizung.

Das Protoplasma, der wesentliche Bestandteil jeder tierischen Zelle, besteht aus Wasser, Eiweiß, Kohlehydrat (Glykogen), Fett (Fettkörnchen, Spur von Cholesterin und Lecithin), endlich Salzen (Natrium und Kalium in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure).

Bei den niedrigsten pflanzlichen und tierischen Wesen, so den in neuester Zeit als Erregern von Fäulnis und insbesondere ansteckender Krankheiten (Milzbrand, Rückfallfieber, Cholera u. A.) vielgenannten und studierten Schizomyzeten oder Spaltpilzen, den Bakterien, sehr kleinen stäbchenförmigen Körperchen, die meist in Haufen gelagert, sich schneller oder langsamer zitternd bewegen, hat man es wohl auch mit Protoplasmabewegung zu tun. Bei manchen von diesen sind neuerdings feinste Flimmern oder Wimpern dargestellt worden, daher es sich in diesen Fällen wohl um Flimmerbewegung (s. unten) handelt. Wie Protoplasmen, werden nach Engelmann auch gewisse Bakterienformen vom Sauerstoff chemotaktisch angezogen; so kann man in einem mikroskopischen Präparate, das solche Bakterien und grüne Algenzellen in einem Tropfen Wasser enthält, beobachten, wie sich die Bakterien weitaus am stärksten an denjenigen Stellen der Zelloberfläche anhäufen, die den, unter dem Einfluß des Lichtes Sauerstoff entwickelnden Chlorophyllkörnern (S. 309) des Zellleibes am nächsten liegen. Durch Licht wird eine Bakterienart, das Bacterium photometricum, zu lebhafter Bewegung gebracht, während sie im Dunkeln ganz still liegt, und zwar ist es hauptsächlich das Ultrarot, demnächst das Orange und Gelb des Sonnenspektrums, wo die Bakterien sich in Massen anhäufen. Wird eine beschränkte Stelle im mikroskopischen Gesichtsfelde intensiv belichtet, so fangen sich in ihr diese Bakterien wie in einer Falle, „Lichtfalle" (Engelmann).

Flimmerbewegung (Wimper-, Cilienbewegung). Obwohl die Erscheinung, daß in der Nähe von tierischen Schleimhäuten z. B. Kiemen von Muscheln lebhafte Bewegung hieran grenzender Teilchen stattfindet, schon seit Jahrhunderten bekannt war, haben doch erst Purkinje und Valentin (1834) die Ursache dieser Bewegung in einer unermeßlichen Zahl von Härchen entdeckt, die man unter dem Mikroskop in lebhaft wogender Bewegung sieht, wie wenn der Wind über ein Aehrenfeld streicht. Alle Härchen oder Cilien schlagen nach der nämlichen Richtung; die dadurch erzeugte Bewegung der Flüssigkeit ist auch erst an feinen, in der Flüssigkeit suspendierten Körnchen, die nach Engelmann mit einer Schnelligkeit von 0·1—0·5 mm in der Sekunde fortgetrieben werden, zu erkennen. Die ganze Fläche ist mit pyramidalen bis zylindrischen Epithelzellen bedeckt, auf deren freier Oberfläche mittels dickerer kurzstäbchenartiger, stark lichtbrechender nicht kontraktiler Fußstücke (Engelmann) die feinen Flimmerhaare aufsitzen. Diese pallisadenartig aufsitzenden Fußstücke werden auf einer Zelle vereinigt durch eine schwach lichtbrechende Substanz, die wie ein Kutikularsaum deckelartig der Zelle aufsitzt. Vielfach sieht man im Innern der Zellen feinere Fädchen als Fortsetzungen der Cilien, die Wimperwurzeln. Die Zahl der Cilien auf einer Zelle richtet sich nach der Größe der Zelle; in der Rachenschleimhaut des Frosches kommen etwa 100—200 auf eine Zelle. Die Länge der Flimmerhaare ist $^1/_{150}$—$^1/_{30}$ mm, beim Schlagen biegen sie sich um 20 bis 50° einwärts. In der Luftröhre des Kaninchens sollen nach angestellten Zählungen 10 Millionen solcher Härchen vorkommen. Im Körper der Säugetiere sind mit Flimmerzellen ausgekleidet:

die Schleimhaut der knöchernen Nasenhöhle bis zu den Choanen und die benachbarten Höhlen, Canalis und Saccus lacrymalis, der obere Teil des Pharynx, die Tuba Eustachii, die Paukenhöhle, der Aditus glottidis, die Morgagni'schen Ventrikel zwischen den wahren und falschen Stimmbändern, die Luftröhre bis tief hinunter in die Terminalbronchien (nur die trichterförmigen Enderweiterungen und die Alveolen [S. 89] flimmern nicht). In letzterem Falle dürften die Flimmern, deren Bewegung kopfwärts gerichtet ist, dazu dienen, den Schleim bis an den Kehlkopf zu befördern, von wo er dann durch einen Hustenstoß ausgeworfen werden kann. Ferner flimmern die Ventrikel des Gehirns und der Zentralkanal des Rückenmarks, sowie das gefranzte Ende (Fimbrien) und der ganze Eileiter, der Uterus bis zur Mitte der Cervix, der Nebenhoden. Bei den Amphibien flimmert ebenfalls der Gaumen, bei den Fischen ist die Flimmerbewegung äußerst selten. Bei den Wirbellosen: Insekten, Krustaceen u. a. spielt die Flimmerung eine sehr geringe Rolle, nur die Infusorien sind über und über mit Wimperzellen bedeckt. Eine große Anzahl mikroskopischer Tiere und Pflanzen bewegen sich im Wasser mit Hilfe einer oder weniger stark entwickelter Wimpern, die hier „Geißeln" genannt werden, so der aus einer chlorophyllhaltigen Zelle bestehende und zwei Geißeln führende Protococcus, die ebenfalls einzellige, zahlreiche Geißeln tragende Schwärmspore, ferner die Mehrzahl der Infusorien (Paramaecium, Stentor) und die Vorticellen; bei diesen, deren glockenförmiger Zellkörper auf einem kontraktilen Stiel aufsitzt, ist das breite obere Ende mit einem Wimperkranz überzogen, der einen Strudel um die Mundöffnung erzeugt, durch den Wasser und in ihm suspendierte feste Teilchen dem Tierchen zur Ernährung zugeführt werden. Auch die Bewegung der Samenkörper ist auf ihren nach Art einer Geißel wirkenden peitschenförmigen Schwanz zurückzuführen; andere Formen der Flimmerorgane, wie sie gewissermaßen durch Verschmelzung mehrerer Cilien entstanden sind, sind die Cirren oder Borsten, die undulierenden Membranen oder Membranellen und die Ruderplättchen der Ctenophoren. Nach Engelmann sind die Wimperhaare der Flimmerzellen, wie überhaupt alle faserig differenzierten kontraktilen Substanzen (Muskelfasern, S. 338), optisch doppelbrechend, und zwar derart, daß ihre optische Axe mit der Faserrichtung zusammenfällt.

Bei den Säugetieren überdauert die Flimmerbewegung den Tod des Individuums noch 1 bis mehrere Tage. Da ferner die abgekratzten Wimperzellen die Flimmerung zeigen, endlich auch nervenerregende wie -lähmende Gifte (Strychnin, Opium, Kurare) auf die Flimmerung ganz wirkungslos sind, ist diese Art der Bewegung vom Nervensystem unabhängig. Die Flimmerbewegung ist monotrop und metachron, d. h. alle Wimpern eines zusammengehörigen Zellkomplexes schlagen ausnahmslos nach derselben Richtung und in regelmäßiger Folge, daher auf solche Zellen aufgestreute feine Partikelchen z. B. Kohlepulver mit vom bloßen Auge erkennbarer Geschwindigkeit (0·1—0·2 mm) in der Richtung des Wimperschlages

fortbewegt werden, wovon man sich an der Gaumenschleimhaut des Frosches überzeugen kann. Die Bewegung der Cilien einer Zelle ist isochron, d. h. sie schlagen alle zu gleicher Zeit. Bei den Wirbeltieren besteht jede Bewegung gewöhnlich aus einer langsameren Vorwärtsbewegung und aus einem schnellen Zurückschlagen. Erst aus dieser ungleich schnellen Bewegung erklärt sich der in der Richtung der schnelleren Bewegung ausgeübte mechanische Effekt. An der Rachenschleimhaut des Frosches hat Bowditch auch die Größe der Arbeitsleistung günstigsten Falles zu 7 Gramm-Millimeter per qcm Flimmerfläche und Minute gefunden (d. h. entsprechend dem Hub von 1 g auf 7 mm Höhe, woraus er berechnet hat, daß jede einzelne Zelle in der Minute ihr eigenes Gewicht 4·253 m hoch heben würde. Ein Wimperinfusor (Paramaecium) hebt etwa das 9 fache seines eigenen Körpergewichtes (Jensen). Die wellenartige Fortpflanzung der Bewegung erklärt sich nach Grützner aus dem Umstande, daß der Schlag jeder Zelle als Reiz auf die nächstfolgende, dahinter gelegene wirkt. Im Durchschnitt schlagen die Wimpern der Flimmerzellen mehr als 15 mal in der Sekunde. Wärme bis zu 40° C. beschleunigt die Wimperbewegung beträchtlich: bei einer Temperatur unter 10° erlahmt sie und erlischt um 0° C. herum. Alle chemischen Agentien, welche die Substanz der Flimmerzellen verändern, heben die Flimmerbewegung auf, so Säuren, Laugen, Metallsalze, Alkohol, Aether u. a. Ist die Bewegung der Flimmerzellen dem Erlöschen nahe, so gelingt es, wie Virchow gefunden, durch Benetzen mit einer $^1/_4$—$^1/_2$ proz. Kali- oder Natronlösung sie von neuem zu beleben. Nur sehr starke elektrische Ströme wirken auf die Flimmerbewegung nachteilig ein, Sauerstoffzufuhr begünstigt sie. Kohlensäure wirkt verzögernd und bringt die Bewegung schließlich zum Stillstand.

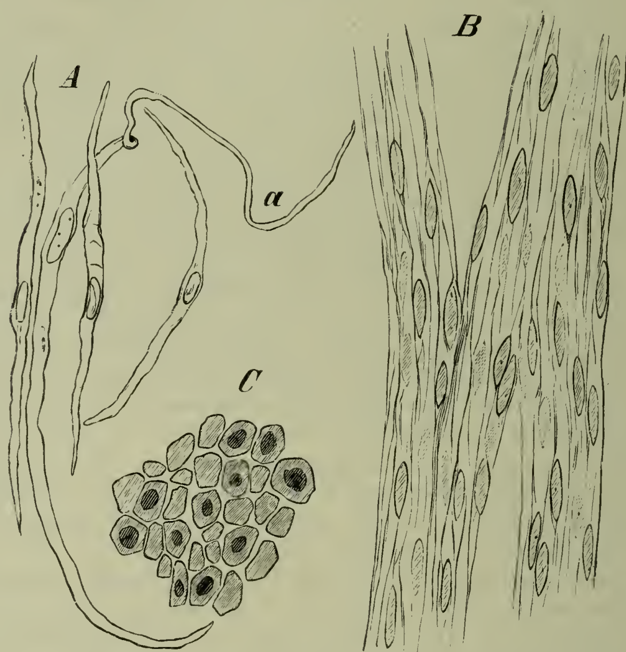
Zur Messung der Geschwindigkeit und zur Selbstregistrierung der Flimmerbewegung dienen Engelmann's Flimmeruhr und Flimmermühle. Eine von den Cilien (Gaumenschleimhaut des Frosches) in Umdrehung versetzte leichte Walze von 3 mm Durchmesser gibt mittels eines an ihrer Axe befestigten Zeigers (Uhr) oder Zahnrades (Mühle) in regelmäßigen Winkelabständen Gelegenheit zum Ueberspringen elektrischer Funken von einer Metallspitze auf einen mit berußtem Papier überzogenen, rotierenden Metallzylinder (wie Fig. 22, S. 69). Aus den Abständen dieser Punktmarken bei bekannter Umdrehungsgeschwindigkeit des Zylinders ergibt sich die Winkelgeschwindigkeit der Axe, die das Maß für die Schnelligkeit der Flimmerbewegung darstellt.

Die bisher betrachteten Bewegungsformen sind gewissermaßen nur mikroskopische und zeigen dementsprechend nur noch winzige Kraft und Ausgiebigkeit. Anders ist dies bei der **Muskelbewegung.**

Die Muskeln der höheren Tiere kommen im wesentlichen in zwei Formen vor, als glatte und als quergestreifte Muskelfasern. Die ersteren, auch kontraktile Faserzellen genannt, sind aus spindelförmigen platten Zellen zusammengesetzt (Fig. 44, A), die fast farblos sind oder schwach ins gelbliche schimmern. Jede dieser membranlosen Zellen besteht nach P. Schultz aus einem

dichten Bündel von feinsten Fibrillen mit körniger Zwischensubstanz (Sarcoplasma). Der breiteste mittlere Teil der Spindelzelle zeigt einen längsovalen bis stabförmigen Kern, die Enden der darüber und darunter liegenden Zellen, die durch ein Wabenwerk dünner Bindegewebslamellen (Schaffer) zusammengehalten werden, greifen so innig in einander ein, daß in mikroskopischen Bildern (B) häufig schon die regelmäßig angeordneten stabförmigen Kerne das Gewebe erkennen lassen. Meist bilden sie dünne platte Lagen; nur im

Fig. 44.



Glatte Muskelfasern. A Isolierte Muskelzellen. B. Muskelbündel. C. Querschnitt der Muskelzellen.

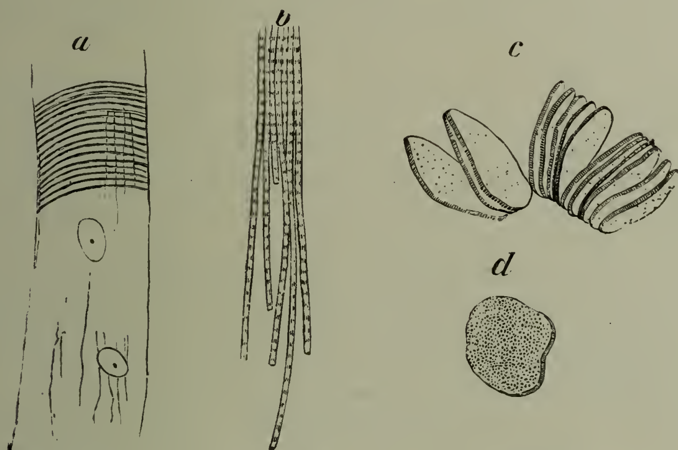
Muskelmagen der Vögel und im Uterus, wo die Fasern auch gelbrötlich gefärbt sind, finden sie sich zu Lagen von einem erheblichen Dickendurchmesser entwickelt.

Die Muskelzellen bilden im ganzen Tractus intestinalis dessen muskulöse Wandungen, und zwar von der obersten Brustapertur der Speiseröhre (S. 142) an bis hinunter zum After, teils längs der Wandungen, teils ringförmig angeordnet, außerdem sind sie stellenweise in der sog. Muscularis mucosae vorhanden, sie bedingen hier z. B. die Kontraktilität der Darmzotten (S. 213). Sie finden sich ferner in den Schweißdrüsen, in einer kontinuierlichen Schicht im Ureter, ferner in der Gallenblase und den Gallenwegen, in der äußeren Haut (Mm. arrectores pili, (S. 262), an einigen Stellen der Haut zu völligen Muskelausbreitungen entwickelt, so in der Tunica dartos des Hodensackes, endlich in den Arterien und in den Venen; hier besteht die mittlere Schicht

bei den Arterien vorzugsweise aus ringförmigen, bei den Venen aus längsverlaufenden glatten Muskelfasern (S. 49).

Die quergestreiften Muskeln bilden im Tierkörper die Massen, die man gemeinhin „Fleisch“ nennt, also die gesamte Muskulatur des Skeletts; sie sind die Organe, welche die einzelnen Teile des Skeletts gegen einander bewegen und den tierischen Körper befähigen, Lasten der Schwere entgegen zu heben, d. h. Arbeit zu leisten. Die quergestreifte Muskulatur des Herzens nimmt ihrem Bau und ihrer Funktion nach eine Sonderstellung ein (S. 32, 35). Die quergestreiften Muskeln stellen zumeist zylindrische oder walzenförmige Gebilde dar, die

Fig. 45.



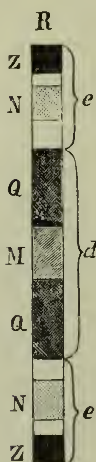
Quergestreifte Muskelfaser. a Frisch. b Primitivfibrillen. c Muskelscheiben von der Seite, d von der Fläche gesehen.

in Sehnen endigen und mittelst derselben sich an die Knochen ansetzen. Bei Säugern und Vögeln erscheinen die Muskeln in der Regel tiefrot gefärbt, bei Amphibien weißlichgelb bis gelbrötlich, beim Kaninchen sieht man blasse (weiße) und rote Muskulatur nebeneinander. Jeder Muskel besteht aus einzelnen Fasern, „Schwann's Primitivbündel“, von 0·01—0·1 mm Dicke und bis 12 cm Länge; es sind Zellen, die durch außerordentliches Längenwachstum, durch wiederholte Teilung der Kerne und durch Differenzierung ihres Protoplasmas zu sehr komplizierten Gebilden sich entwickelt haben. An jeder Faser (jedem Primitivbündel, Fig. 45, a) ist die Hülle oder das Sarkolemma und der Inhalt, die eigentlich kontraktile Substanz, zu unterscheiden. Erstere stellt einen glashellen strukturlosen Schlauch vor, der vermöge seiner Elastizität der Inhaltmasse bei allen ihren Formveränderungen dicht anliegend bleibt. Der Inhalt zeigt unter dem Mikroskop in regelmäßigen Abständen abwechselnd hellere und dunklere Streifen, senkrecht auf die Längsrichtung der Fasern; dieser auf der abwechselnden Anordnung je einer hellen und einer dunklen Schicht beruhenden Querstreifung

verdanken die Muskeln ihren Namen (in Fig. 45, a ist die Querstreifung nur teilweise wiedergegeben). Außer der Querstreifung nimmt man an jeder Faser eine Längsstreifung wahr, die der Ausdruck dafür ist, daß jede Faser aus zahlreichen neben einander gelagerten feinen perlschnurartigen Fäden zusammengesetzt ist, den „Primitivfibrillen“ (b), von denen jede für sich quergestreift ist, und die, innerhalb der Faser durch protoplasmatische Zwischensubstanz (Sarkoplasma) mit einander verbunden sind. Die sarkoplasmareichen Fasern erscheinen in der Regel ziemlich trübe, in vielen Fällen zugleich intensiv rot; die sarkoplasmaarmen Fasern sind hell, mehr weißlich. Eine Gruppe durch Sarkoplasma verbundener Fibrillen gibt die „Muskelsäulchen“: mehrere Muskelsäulchen, die auf dem Querschnitt eine Felderzeichnung (Cohnheim'sche Felder) bedingen, werden durch das Sarkoplasma wieder zu einer Muskelfaser, Muskelzelle, verbunden.

Am leichtesten sind die Fibrillen aus Insektenmuskeln zu erhalten, aus den Muskeln der Säuger lassen sie sich durch 30 proz. Alkohol oder 1 proz. Lösung von Kaliumbichromat darstellen, besonders leicht an den Rissenden der zerzupften Fasern. Bei Maceration von Muskelstückchen in sehr verdünnter Salzsäure (0·1 proz. HCl) läßt sich bei manchen Tieren die Muskelfaser, den Querstreifen entsprechend, in Querscheiben (c) zerfallen, „Bowman's discs“, die, von der Fläche gesehen, eine starke Punktierung zeigen (d), d. h. abwechselnd aus dunklen und hellen Teilchen bestehen; die dunkel punktierten sind die Querschnitte der Fibrillen. Man nimmt danach an, daß die Fibrillen aus Fleischprismen bestehen („sarcous elements“ von Bowman), die in Querrichtung vereinigt die „discs“, in Längsrichtung die Fibrillen geben.

Fig. 46.



Ein Muskelelement.
e einfachbrechend.
d doppelbrechend.

Die genauere mikroskopische Untersuchung der isolierten Fibrillen mittels starker Systeme hat zu der Anschauung geführt (Krause, Hensen, Engelmann, Rollett), daß jede Fibrille aus zahlreichen, säulenartig hinter einander gelagerten Elementen besteht. Ein jedes dieser „Muskelelemente“ (Fig. 46) hat zwei ebene Endflächen und wird durch eine hellere einfachbrechende (isotrope) Scheidewand, die das Element halbiert, die „Mittelscheibe“ M, in je ein oberes und ein unteres Fach geteilt. Dieser Mittelscheibe liegen in beiden Fächern die dunkel erscheinenden, doppelbrechenden (anisotropen) „Querscheiben“ Q genau an; der übrige Raum jedes Faches bis zu den Endscheiben wird von einer Schicht heller einfachbrechender Substanz ausgefüllt, in der noch ein etwas dunkleres Scheibchen, die „Nebenscheibe“ N hervortritt. Da, wo die Endflächen der säulenartig gelagerten Elemente aneinander stoßen, erscheint die trennende Scheidewand als eine dunklere Linie, „Zwischenscheibe“ Z. In der ruhenden Muskelfaser liegt also die dunkle kontraktile Substanz jedes Elements stets nur in der Mittelschicht, und zwar die beider Fächer aneinander, nur durch die hellere Mittelscheibe getrennt.

Dicht unterm Sarkolemm, das man durch Wasserzusatz vom Inhalt blasig abheben kann, erkennt man nach Zusatz von sehr verdünnter

Säure eine Reihe längsgestellter Kerne (Fig. 45, a), von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben (Muskelkörperchen). Die Sehnenfasern sind mit den geschlossenen Enden der Sarkolemmaschläuche durch eine (in Kalilauge lösliche) Kittsubstanz außerordentlich fest verbunden.

Verzweigte und verästelte Primitivbündel kommen in der Zunge vor.

Eine Anzahl von Primitivbündeln wird durch eine Bindegewebscheide zu sekundären Bündeln zusammengefügt, diese wieder zu einem tertiären u. s. f. Man unterscheidet eine äußere, das ganze Muskelgebilde umgebende bindegewebige Scheide als Perimysium externum von dessen Fortsetzungen nach innen zwischen die sekundären Bündel, dem Perimysium internum.

In den Muskeln ist wegen ihres großen Stoffverbrauches bei der Tätigkeit (S. 358) die Versorgung mit Blutgefäßen eine außerordentlich reichliche.

Die chemische Zusammensetzung des ruhenden und des tätigen Muskels weicht sehr von einander ab, daher empfiehlt es sich, sie bei der Tätigkeit des Muskels im Zusammenhang zu betrachten (S. 358). Hier sei nur soviel angeführt, daß die Muskeln etwa 73—80 pCt. Wasser enthalten. Unter den 20—27 pCt. fester Stoffe finden sich 17—21 pCt. Einweißstoffe, ferner je 1 pCt. Kohlehydrate, Fette und Körper der regressiven Stoffmetamorphose (Kreatin, Xanthin u. A.). Aschebestandteile enthält der Muskel zu 1·1 bis 1·5 pCt.; und zwar herrschen, wie in der Asche der roten Blutkörperchen (S. 22), die Kaliverbindungen weit über die Natronverbindungen vor und ebenso die Phosphorsäure über das Chlor; zu über $^2/_3$ besteht die Muskelasche aus phosphorsaurem Kali, demnächst folgt Magnesium- und Calciumphosphat, dann erst Chlornatrium und etwas Eisenoxyd. Die Zusammensetzung des (toten) Fleisches, wie es die Küche erhält, ist schon bei den Nahrungsmitteln gegeben worden (S. 293).

Allgemeine Muskelphysik.

Man unterscheidet am Muskel den Zustand der Ruhe und den der Tätigkeit oder Verkürzung. Um die physikalischen Eigenschaften der Muskeln zu studieren, ist es vorteilhaft, sie von den Knochen abzulösen und für sich zu untersuchen. Die Muskeln der Säuger und Vögel sind hierzu nicht geeignet, weil sie nur allzusehr auf stete Blutzufuhr angewiesen sind. Vielmehr empfehlen sich hierzu solche Tiere, deren Organe eine mehr unabhängige Existenz vom Gesamtorganismus besitzen, wie die Poikilothermen: Reptilien und Amphibien, sodaß die Muskeln noch geraume Zeit nach ihrer Entfernung aus dem Körper die Fähigkeit behalten, sich zu verkürzen; man bezeichnet diesen Zustand als „Ueberleben". Wegen seiner leichten Beschaffbarkeit bedient man sich zumeist des Frosches als Versuchstier.

Dehnbarkeit und Elastizität des ruhenden Muskels. Die Form des Muskels ist im höchsten Grade veränderlich; der Muskel kann mit der größten Leichtigkeit schon durch geringe Kraft um einen ansehnlichen Teil verlängert, gedehnt werden; der Muskel ist also dehnbar. Als elastisch bezeichnen wir bekannt-

lich Körper, die gegen die Einwirkung äußerer Gewalt, mag diese als Zug-, Torsions- oder Kompressionskraft auftreten, ihre ursprüngliche Gestalt zu erhalten streben und, wenn jene Kräfte eine Formveränderung hervorgebracht haben, nach Aufhören der Einwirkung von selbst ihre ursprüngliche Gestalt wieder annehmen; je vollständiger dies geschieht, desto vollkommener ist die Elastizität des Körpers. An dem Muskel, auf den im Leben nur Zugkräfte wirken, kommt für uns nur die Dehnungselastizität in Betracht.

Für anorganische starre Körper (z. B. elastische Stäbe) ist nach dem Elastizitätsgesetz von Hooke und S'Gravesande (1675) die Dehnung (d) direkt proportional der Länge (L) des Körpers und dem dehnenden Gewichte (P) und umgekehrt proportional dem Querschnitt (Q) des Körpers. Nun zeigen aber die einzelnen elastischen Körper, z. B. Stahl und Glas, bei Gleichheit ihrer Dimensionen und der Schwere des dehnenden Gewichtes einen verschiedenen Grad der Dehnbarkeit oder ihrer spezifischen Elastizität, der von der substanziellen Natur des resp. Körpers abhängt. Die Zahl, welche aussagt, um wie viel irgend ein Körper von 1 m Länge und 1 qmm Querschnitt bei einer Belastung von 1 kg gedehnt wird, heißt Elastizitätskoeffizient (α); daher ist $d = \frac{L.\,P.}{Q}\,.\,\alpha$. Die organischen Körper, z. B. Kautschuk und Seide, werden bei Gleichheit der Dimensionen und des dehnenden Gewichtes um das Vielfache stärker gedehnt, als die anorganischen und starren Körper, außerdem zeigen sie besonders stark die Erscheinung, daß, wenn das dehnende Gewicht nicht gleich entfernt wird, die Dehnung, wenn auch sehr langsam, noch weiter geht, „nachträgliche Dehnung oder Nachdehnung". Entfernt man das dehnende Gewicht, so schnellen die organischen Körper zwar sofort um ein beträchtliches Stück zurück, erreichen aber nicht sofort ihre ursprüngliche Länge, sondern erst allmählich im Laufe längerer Zeit, „nachträgliche Verkürzung" oder besser „Retraktion".

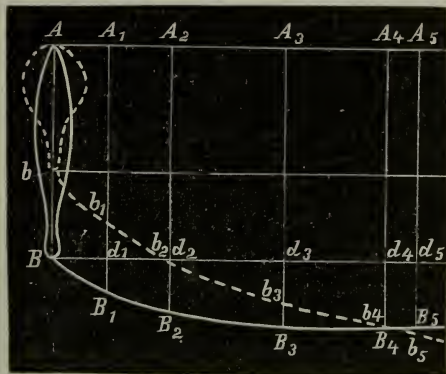
Aehnlich wie die organischen Körper zeigt auch der gedehnte Muskel in ausgesprochener Weise die Erscheinung der nachträglichen Dehnung und Retraktion. Befestigt man, wie dies Helmholtz (1850) in seiner „Myographion" (Muskelschreiber) genannten Vorrichtung getan, das obere, noch mit dem Knochen verbundene Ende des Muskels in einen zangenartigen Arm (etwa wie e f der Fig. 59, S. 352), der sich an einem Stativ auf und ab verschieben läßt, und verbindet das untere sehnige Ende durch Haken und Schnur mit dem durch das Laufgewicht (g) äquilibrierten Doppelhebel (d d_1), der in der Mitte die Wagschale zum Auflegen von Gewichten und am freien Ende (q) einen abwärts gehenden Arm mit der Schreibspitze trägt, die gegen eine berußte Glasplatte oder eine berußte Trommel (wie R, Fig. 9, S. 37) lehnt, so sieht man, daß durch ein angehängtes Gewicht der Muskel zunächst sofort um ein beträchtliches Stück gedehnt wird, daß aber auch noch nachher eine langsame Nachdehnung statthat; und daß umgekehrt beim Entfernen des Gewichtes außer der sofortigen Retraktion noch eine nachträgliche zu konstatieren ist. Um einen Stahldraht von 1 qmm Querschnitt um $^1/_{100}$ seiner Länge zu dehnen, sind

190 kg Gewicht erforderlich, beim Muskel nur 3—5 g. Mithin ist der Elastizitätskoëffizient für den ruhenden Muskel sehr groß, d. h. seine Elastizität nur sehr gering. Hängt man dann an den Muskel steigende Gewichte, so wird bei Steigerung der Dehnung um je dasselbe Gewicht der Zuwachs der Dehnung immer kleiner, bis man dann schließlich an die „Dehnungsgrenze“ kommt. So findet man z. B.

bei Belastung mit	50,	100,	150,	200,	250,	300,	350,	400 g
eine Dehnung von	3·2	6,	8,	9·5	10,	10·3	10·4	10·4 mm.

Die Dehnungskurve (Fig. 47), d. h. die Kurve, deren Abscissen die dehnenden Gewichte und deren Ordinaten $A_1 B_1$, $A_2 B_2$, $A_3 B_3$, $A_4 B_4$, $A_5 B_5$ die Längen des Muskels A B bei dem resp. Gewicht angeben, ist annähernd eine Hyperbel B B_1 B_2 B_3 B_4. Die elastischen Kräfte der Muskeln leisten den ersten Graden der Dehnung nur einen geringen Widerstand; dieser Widerstand wächst aber beträchtlich, je weiter sie gedehnt werden sollen.

Fig. 47.



Dehnungskurven des Muskels nach L. Hermann.
(——— des ruhenden. -------- des tätigen Muskels.)

Die Elastizität des Muskels ist innerhalb eines ziemlich weiten Bereiches annähernd vollkommen, insofern nach Entfernung des dehnenden Gewichtes der Muskel wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurückkehrt.

Ist der Muskel längere Zeit durch ein schweres Gewicht gedehnt worden, so kehrt er nach Entfernung desselben nicht mehr zu seiner ursprünglichen Länge zurück, sondern bleibt ein wenig verlängert, „Ueberdehnung des Muskels“.

Die Elastizität der Muskeln hat eine auch praktisch wichtige Bedeutung, insofern, als sie bei plötzlichen Kontraktionen dem Muskel die Arbeit erleichtert, wie der „Pferdeschoner“ bei Lastfuhrwerken das Anziehen. Die Kraft braucht nicht momentan die zur Fortbewegung der Last nötige Größe zu haben, sondern speichert sich als Elastizität allmählich auf; dabei werden zugleich die Körperteile und auch der Muskel selbst vor zu plötzlichen Einwirkungen geschützt. Die Muskeln sind außerdem nicht in ihrer natürlichen Länge, sondern in einem etwas gedehnten Zustande am Skelett befestigt und üben daher gleich gedehnten und gespannten Saiten einen elastischen Zug aus. Daß sie in dieser gespannten Lage verharren, hat darin seine Ursache, daß verschiedene Muskeln, die die Glieder in entgegengesetzter Richtung zu bewegen streben, „Antagonisten“, einander das Gleichgewicht halten. Wie aber ein ausgedehnter und gespannter Kautschukfaden auf seine

natürliche Länge zurückschnellt, sobald man ihn von einem seiner Befestigungspunkte oder mitten durch trennt, ebenso ziehen sich auch die Skelettmuskeln zurück, wenn ihre Sehnen oder sie selbst durchschnitten oder von ihren Befestigungspunkten getrennt werden, wie man dies bei der Sehnendurchschneidung (Tenotomie) und beim Absetzen von Gliedern sieht. Vermöge der elastischen Zugkräfte der Muskeln werden die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegen einander gepreßt, was offenbar zur Festigkeit der Gelenke beiträgt und vor allem den Vorteil hat, daß nicht noch Zeit und Kraft zur Spannung des schlaffen Muskels verloren wird.

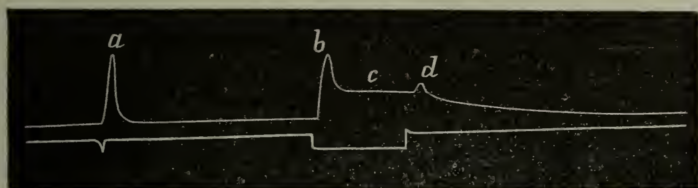
Reizarten. Alle diejenigen Einwirkungen, welche den ruhenden Muskel zur Zusammenziehung veranlassen, also ihn in den tätigen Zustand überführen, heißen Reize. So lange der Muskel noch fähig ist, sich auf Reize zusammenzuziehen, ist er erregbar. Unter den Reizen unterscheiden wir, außer dem physiologischen oder „adäquaten" Reiz, der im lebenden Körper dem Muskel durch den sogen. Willen vom Hirn aus auf dem Wege der Nervenleitung zugeht, vier Arten: den mechanischen, den chemischen, den kaustischen oder thermischen und den elektrischen Reiz.

Jedes Kneipen, Stechen, Schneiden eines Muskels wirkt als mechanischer Reiz. Chemische Einwirkung auf die Muskeln zeigen die Säuren, die Metallsalze und das Glyzerin im verdünnten Zustande, ebenso die Alkalien, ferner konzentrierte Alkalisalze, die Galle und die gallensauren Salze, endlich nach Kühne Dämpfe von Ammoniak, salpetriger und schwefliger Säure, rauchender Salzsäure und Brom. Thermischen Reiz geben sehr niedere und sehr hohe Temperaturen ab, nach Eckhard Temperaturen, die zwischen -4^0 und $+8^0$ und solche, die zwischen 40^0 und 44^0 C. gelegen sind; ebenso wirkt Ansengen des Muskels reizend. Allein alle diese Reizarten verändern den Muskel sehr schnell derart, daß durch sie zugleich seine Erregbarkeit sinkt und binnen kurzem erlischt. Deshalb findet für das Studium des tätigen Muskels vorwiegend der elektrische Reiz Anwendung, weil er die Erregbarkeit der Muskeln kaum herabsetzt, und weil seine Intensität sich mit vollkommener Sicherheit abstufen läßt.

Läßt man durch einen Muskel (Gastroknemius des Frosches) den Dauerstrom einer konstanten galvanischen Kette, z. B. von mehreren Daniell'schen Elementen hindurchgehen, so sieht man im Momente des Kettenschlusses eine plötzliche einmalige Verkürzung oder Kontraktion, eine Zuckung auftreten, „Schließungszuckung", während der ganzen Dauer, wo der Strom durch den Muskel geht, bleibt dieser meistens in Ruhe; öffnet man die Kette, so verkürzt sich der Muskel wieder, „Oeffnungszuckung". Der konstante Strom vermag meistens nur beim Entstehen und beim Vergehen eine Zuckung des Muskels zu veranlassen. Nach v. Bezold und Engelmann findet beim Stromschluß Erregung an der Kathode (negative Elektrode), bei Oeffnung an der Anode (positive Elektrode) statt. „Gesetz der polaren Erregung durch den konstanten

Strom". Die Schließungszuckung pflanzt sich von der Kathode, die Oeffnungszuckung von der Anode aus wellenförmig fort, „Kontraktionswelle" (S. 369). Während der Dauer des konstanten Stromes ist nach Hering und Biedermann eine lokale Kontraktion an der Kathode nachweisbar. Will man häufige Zuckungen hinter einander erhalten, so muß der elektrische Strom oftmals unterbrochen und wieder hergestellt werden. Folgen die einzelnen Reize so schnell auf einander, daß die Intervalle erheblich kürzer sind als die Dauer der einzelnen Zuckung, sodaß also der Muskel zwischen je zwei Zuckungen nicht mehr Zeit hat sich auszudehnen, so bleibt er dauernd kontrahiert. Eine solche dauernde Zusammenziehung bezeichnet man, zum Unterschied von der Einzelzuckung, als Tetanus. Die Zahl der Reize pro Sekunde, die zur Erzeugung eines kompletten Tetanus nötig sind, hängt nach dem oben Gesagten ab von der Zuckungsdauer: je kürzer diese, um so größer muß die Reizfrequenz sein. Da die Zuckungsdauer der Muskeln bei verschiedenen Tieren und bei demselben Muskel unter verschiedenen Bedingungen (Temperatur, Ermüdung u. a.) verschieden ist, so ist auch die Reizzahl pro Sekunde eine verschiedene. Bei frischen Froschmuskeln genügen etwa 12 Reize, bei frischen Säugetiermuskeln genügen etwa 20 Reize pro Sekunde.

Fig. 48.

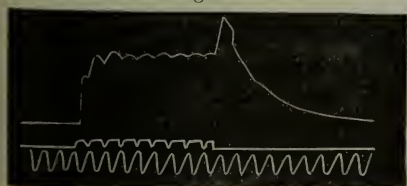


Muskelreizung durch den konstanten Strom; a, b Schließung-, d Oeffnungzuckung, c. Dauerkontraktion.

Jede sogen. willkürliche Muskelaktion des lebenden Organismus stellt sich als tetanisch dar, d. h. muß durch mindestens 10 Einzelerregungen unterhalten werden.

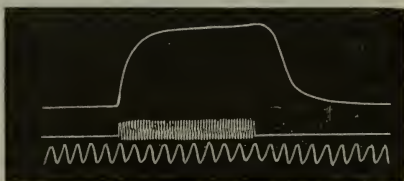
Spannt man einen Froschmuskel (Sartorius oder Gastroknemius) nebst dem zugehörigen Knochen in ein Myographion ein (wie Fig. 57, S. 349) und

Fig. 49.



Unvollkommener Tetanus. 7 Reize in 1 Sekunde.

Fig. 50.



Tetanus. 20 Reize in 1 Sekunde.

läßt ihn seine Zuckungen selbst registrieren, so erhält man Bilder wie Fig. 49 und 50, und zwar zu oberst die Zuckungskurve, darunter die Reizsignale,

deren absteigende Linie dem Kettenschluß, deren aufsteigende Linie der Kettenöffnung, die dazwischen liegende Horizontale dem Dauerstrom entspricht. In Fig. 49 und 50 findet sich zu unterst die Schwingungskurve des Zeitschreibers (5 Schwingungen in der Sekunde).

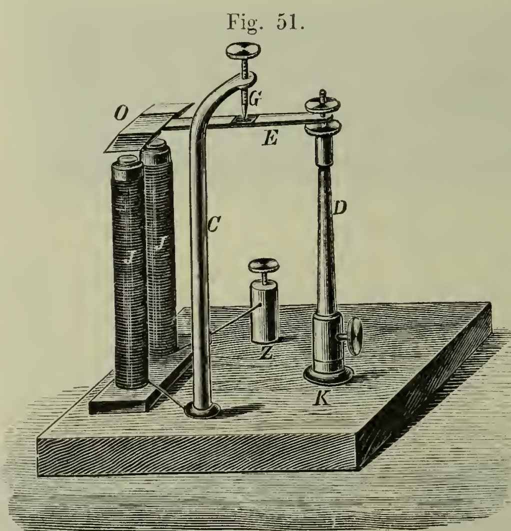
Um den konstanten Strom seiner Stärke nach bequem abstufen zu können, bedient man sich des auf den Gesetzen der Stromverzweigung (Kirchhoff) beruhenden Rheochords Fig. 55, S. 347. Von der Stromquelle Z geht der konstante Strom, der durch den Quecksilberschlüssel leicht zu öffnen und zu schließen ist, zu dem auf einer Centimeterskala ausgespannten dünnen Rheochorddraht RR. Von dem einen Ende desselben R geht der eine Draht zum Präparat, der andere Draht geht von dem auf dem Rheochorddraht beweglichen Schieber S aus. Je weiter S von R entfernt ist, je größer also der Widerstand im Hauptkreis ist, um so stärker ist der Strom im Neben- (Präparat-) Kreis.

Der spezifische Widerstand für den elektrischen Strom (elektrischer Leitungswiderstand) des Muskels (in der Faserrichtung) ist über 2 Millionen mal größer, als der des Quecksilbers bei gleichem Querschnitt und gleicher Länge.

Um Tetanus zu erhalten, benutzt man vorteilhaft Induktionströme, die in rascher Aufeinanderfolge durch eine selbsttätige Unterbrechungsvorrichtung, wie den Wagner'schen Hammer (Fig. 51) hervorgerufen werden.

Der von Philipp Wagner erfundene magnetische Hammer (Fig. 51) öffnet und schließt den elektrischen Stromkreis selbsttätig. In die Messingsäule D ist eine Stahlfeder E eingeklemmt, auf deren Mitte ein Platinplättchen aufgelötet ist. Gegen dieses Plättchen wird eine Messingschraube G angedrückt, die in der Messingsäule C angebracht ist. J ist ein kleiner mit einer Drahtspirale umwickelter Eisenkern, über dem die Eisenplatte O der Feder E, der sog. Anker schwebt. Wird nun der positive Pol der Kette in die Klemme K, der negative Pol in die Klemme Z eingeschraubt, so geht der Strom von K durch D nach E und durch das Platinplättchen nach G durch die Säule C, von da durch die Spirale J und weiter nach Z und zur Kette zurück. Sobald aber der Strom die Spirale J durchsetzt, werden die darin steckenden Eisenkerne magnetisch, ziehen den Anker O an, heben so die Berührung der Feder E mit der Schraube G auf und unterbrechen damit den

Fig. 51.

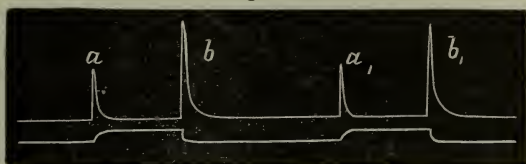


Wagner'scher Hammer.

Strom. Sobald aber der Strom in der Spirale J unterbrochen ist, läßt der Magnetismus der Eisenkerne nach, somit schnellt der Anker O wieder zurück, dadurch berührt wieder die Feder E die Schraube G, derStrom ist wieder hergestellt, der Eisenkern wird wieder magnetisch, der Anker O abermals angezogen, dadurch von Neuem der Strom unterbrochen u. s. f. Durch Einstellen der Schraube G kann man den Abstand des Ankers O von den Polen des Elektromagneten J und damit die Häufigkeit der Unterbrechungen innerhalb gewisser Grenzen variieren.

Für die Erzielung von Tetanus erweist es sich zweckmäßig, die fast momentanen Induktionströme durch den Muskel zu schicken, die durch eine Kette, in deren Kreis der Wagner'sche Hammer eingeschaltet ist, in einer benachbarten Kupferdrahtspirale erzeugt werden. Bekanntlich induziert ein galvanischer Strom in einem benachbarten geschlossenen Leiter einen Strom von entgegengesetzter Richtung im Momente seines Entstehens, einen gleichgerichteten im Momente seines Aufhörens. Die gesamte Stromstärke beider ist gleich, aber der zeitliche Ablauf ist ein verschiedener, insofern der Schließungsinduktionstrom, da er durch den im primären Kreis gleichzeitig entstehenden, entgegengesetzt gerichteten Extrastrom stark verzögert wird, langsam auf seine Höhe steigt und wieder abfällt, dagegen der Oeffnungsinduktionstrom, da bei der Oeffnung im primären Kreis ein Extrastrom nicht zu stande kommt, sehr schnell seine volle Stärke erreicht und ebenso schnell wieder aufhört. Es zeigt sich nun, dass die steiler verlaufenden Oeffnungs-Induktionschläge auch von überwiegender physiologischer Wirkung (Fig. 52) sind. Man erhält also abwechselnd einen (physiologisch) schwachen Schließungund einen (physiologisch) starken Oeffnungsinduktionschlag. Sorgt man indessen dafür, daß dem ursprünglichen Strom in der primären Spirale nicht durch Oeffnen des Kreises ein Ende gemacht wird, sondern durch Schließen einer guten Nebenleitung zwischen Stromquelle und primärer Spirale, so kann der entstehende Extrastrom sich verbreiten, und da er in der gleichen Richtung fließt, wie der ursprüngliche Strom, verzögert er dessen plötzliches Absinken. Auch die Stromabnahme wird, wie die Stromzunahme, eine allmähliche. Der Oeffnungsinduktionstrom wird, wie der Schließungsinduktionstrom (physiologisch) geschwächt, sie werden beide (physiologisch) annähernd gleich. Vorteilhaft wird sowohl die Drahtleitung des galvanischen wie des induzierten Stromes in Spiralform um Holzrollen geführt, weil dadurch die Wirkung der Induktion verstärkt wird, insofern jede einzelne der Spiralwindungen induzierend auf jede andere wirkt. Man nennt dann die Rolle, zu welcher der galvanische Strom direkt geführt ist, die „induzierende oder primäre Rolle“, die andere die „Induktions- oder sekundäre Rolle“. Um die Wirkung der induzierten Ströme zu erhöhen, werden dünne Eisenstäbchen in die Höhlung der primären Rolle hineingeschoben. Wird nun in den primären Kreis der Wagner'sche Hammer eingeschaltet und so der

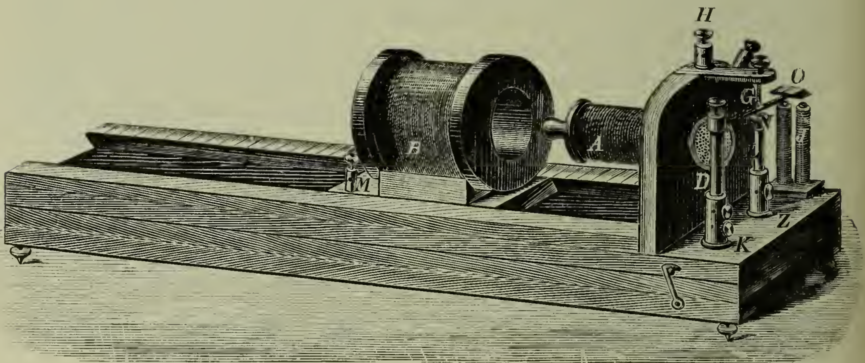
Fig. 52.



Ungleiche Wirkung des Schließungs- (a a,) und Oeffnungsinduktionsschlages (b b,) auf den Muskel.

induzierende Strom genügend häufig unterbrochen, so folgen die Induktionschläge so schnell aufeinander, daß sie, zum Muskel geschickt, denselben in Tetanus versetzen. Die Stärke der Induktionströme kann man am einfachsten dadurch abstufen, daß man nach E. du Bois-Reymond's Vorgange die Entfernung beider Spiralen von einander verändert. Eine besonders zweckmäßige und allgemein verbreitete Vorrichtung der Art ist du Bois-Reymond's Schlittenmagnetelektromotor (Schlitteninduktorium) (Fig. 53). Die primäre Rolle A, die aus nicht sehr zahlreichen Windungen dicken Drahts besteht und deren Höhlung Eisendrähte ausfüllen, ist an einem vertikal stehenden Brett horizontal befestigt; die gleichfalls horizontale, sekundäre Rolle B mit sehr zahlreichen Windungen isolierten dünnen Drahts hat eine so große Höhlung, daß sie bequem über die Rolle A geschoben werden kann. Sie ruht auf einem Brettchen (Schlitten) auf, das in einer Holzführung sich bequem vor-

Fig. 53.



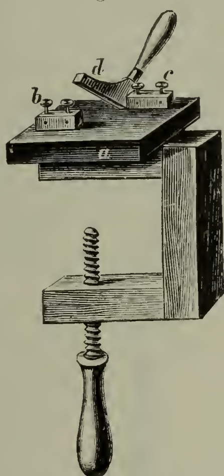
Schlittenmagnetelektromotor von E. du Bois-Reymond.

und zurückschieben läßt. Rechts vom vertikalen Brett ist ein Wagner'scher Hammer angebracht, die einzelnen Teile desselben sind genau so wie die entsprechenden der Fig. 51 bezeichnet (die Rolle A ist zwischen den Elektromagneten J und das Säulchen Z der Fig. 51 eingeschaltet). Außerdem hat Helmholtz hier eine Einrichtung angebracht, die nach dem oben erwähnten Prinzip des Schließens einer Nebenleitung die (physiologische) Differenz zwischen Oeffnungs- und Schließungs-Induktionstrom erheblich verringert.[1]) Die Entfernung der sekundären Rolle von der primären wird an einer längs des Schlittengeleises angebrachten Millimeterteilung abgelesen. Am stärksten ist die Wirkung

1) Wird D mit H durch einen kurzen dicken Draht verbunden, die Schraube G entfernt, die Schraube N auf dem Säulchen L der Unterseite der Feder E genähert, so bildet, wenn der Hammer O von J angezogen ist und damit die Unterseite der Feder E die Schraube N berührt, K D E N L Z einen Kurzschluß für den bei K ein- und bei Z austretenden Strom; dabei liegt die primäre Rolle A in Nebenschließung; jetzt kann sich auch der Extrakurrent bei der Ablenkung des Stromes von der Rolle A, entsprechend der früheren Unterbrechung des Stromes in A, ausbreiten und dadurch den Ablauf des Oeffnungs-Induktionstromes verzögern.

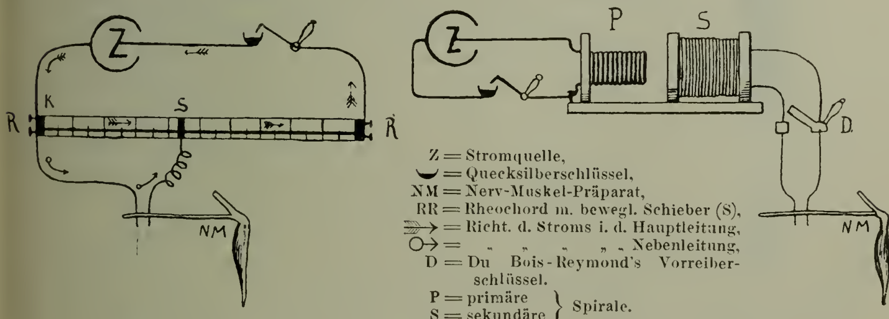
der Induktionströme, wenn die sekundäre Rolle B über die primäre A geschoben ist; sie nimmt mit dem Entfernen der Rollen von einander (aber nicht einfach proportional dem linearen Abstand) ab. Die Enden der sekundären Rollen werden durch die Klemme M und M_1 (in der Figur ist nur erstere sichtbar) zum Muskel geführt. Zum Oeffnen und Schließen des Kreises der Induktionströme dient zweckmäßig du Bois-Reymond's Schlüssel (Fig. 54). Auf einer gut isolierten Kautschukplatte a sind zwei Messingklötzchen b und c befestigt, deren jedes zwei Klemmen enthält. An c ist der um eine horizontale Axe drehbare messingne Vorreiber d befestigt, der einen isolierenden Handgriff trägt. Wird d herabgedrückt, so steht d mit b, also b, d, c in leitender Verbindung. Ist je eine Klemme von b und c mit den Enden der sekundären Rolle (Fig. 53, M) verbunden, von der anderen Klemme von b und c je ein Draht zum Muskel geführt, so kann man durch Erheben von d die Induktionströme in den Muskel einbrechen lassen; mit dem Momente, wo d wieder heruntergedrückt wird und b berührt, gehen die Ströme durch b, d, c nach der sekundären Rolle zurück, ohne daß ein merklicher Stromzweig den Weg zum Muskel einschlägt, weil dieser einen im Verhältnis zur metallischen Leitung sehr großen Widerstand bietet (S. 344). Der Schlüssel ist auf einer an den Tisch anzuschraubenden Holzzwinge befestigt; an neueren Apparaten befindet er sich direkt am Ende der sekundären Spirale.

Fig. 54.



du Bois-Reymond's Schlüssel.

Fig. 55.
Schema einer Reizung
mit konstantem Strom (Rheochord-Prinzip) mit Induktion-Strom.



Wegen seiner längeren Dauer eignet sich der Tetanus zur Untersuchung vieler Fragen über die Muskeltätigkeit mehr als die schnell ablaufende Einzelzuckung. Die bahnbrechenden Untersuchungen von Ed. Weber (1846) haben die fruchtbare Methode des Tetanisierens in das Studium der Muskelphysiologie eingeführt.

Kontrahiert sich der Muskel, so wird er, wie dies schon mit bloßem Auge zu erkennen ist, kürzer und dicker. Tetanisiert man einen unter dem Mikroskop ausgespannten, platten und dünnen

Muskel (den M. sartorius oder mylohyoideus vom Frosch), so sieht man, daß jede Primitivfaser kürzer und zugleich dicker wird; es rücken die Querstreifen dichter aneinander, sie werden zugleich breiter und weniger hoch, d. h. ihre Ausdehnung nimmt in der Längsrichtung der Primitivfaser ab, in der Breite der Faser zu, während sich zugleich der Abstand je zweier Querstreifen von einander erheblich verringert. Hat die Reizung aufgehört, so nehmen die Fasern wieder ihre ursprüngliche Gestalt an.

Die genauere mikroskopische Untersuchung des Kontraktionsvorganges mittels starker Systeme läßt folgende Veränderung in den Muskelelementen (Fig. 46, S. 338) erkennen. Sowohl die einfach- als die doppelbrechende Substanz ist in jedem Stadium der Verkürzung (Fig. 56) als alternierende Lage zu erkennen; beide verharren auf ihrem Platz im Muskelfach unverrückt, nur die Höhe der beiden Schichten nimmt ab, und zwar die der peripherisch gelegenen einfach brechenden Substanz sehr viel stärker (so daß schließlich Zwischenscheibe Z und Nebenscheibe N nicht mehr von einander zu unterscheiden sind), als die der zentralen doppelbrechenden. Letztere nimmt also auf Kosten ersterer an Volumen zu, ein Vorgang, der nach Engelmann so zu deuten ist, daß bei der Kontraktion Flüssigkeit aus der einfachbrechenden in die doppelbrechende Substanz übertritt, oder mit anderen Worten: die einfachbrechende Lage jedes Muskelelements schrumpft, die in der Mitte gelegene doppelbrechende quillt. Damit ist zugleich eine Abnahme des Helligkeitsunterschiedes zwischen beiden Substanzen verbunden.

Fig. 56.



Ein Muskelelement 1 im Uebergangsstadium, 2 im Kontraktionszustande.

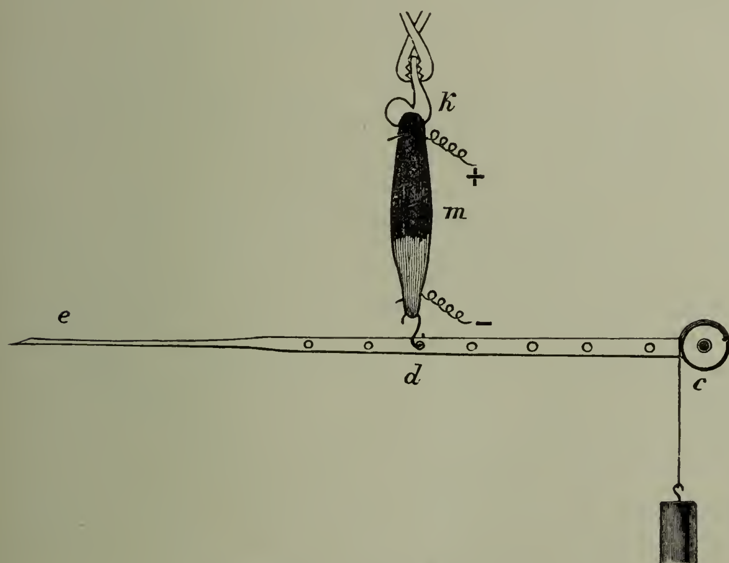
Aendert der Muskel bei der Zusammenziehung sein Volumen? Da der Muskel zu $^3/_4$ aus Wasser, einer fast inkompressiblen Flüssigkeit besteht, ist er schon a priori als praktisch inkompressibel anzusehen. In der Tat ist nach R. Ewald das Volumen des kontrahierten Muskels genau gleich dem des ruhenden.

Was die Größe der Muskelverkürzung anlangt, so hat Weber nachgewiesen, daß ein Muskel mit regelmäßiger Längsfaserung, so der M. hyoglossus des Frosches, sich günstigen Falls, das ist bei größter Stärke des Reizes und geringer Belastung, um $^5/_6$ seiner natürlichen Länge zusammenziehen kann; bei Muskeln ohne Auswahl beträgt die größte Verkürzung etwa $^3/_4$ ihrer natürlichen Länge. Es liegt auf der Hand, daß die im gedehnten Zustande an den Skelettknochen befestigten Körpermuskeln (S. 341) infolge der durch die Antagonisten sowie die Schwere der Glieder bedingten Widerstände nicht die Verkürzungsgröße erreichen können, wie die für die Untersuchung benutzten, vom Skelett abgelösten Muskeln; jene werden sich daher günstigen Falls höchstens um etwa die Hälfte ihrer Länge verkürzen können.

Die Dehnbarkeit des tätigen Muskels ist größer als die des ruhenden Muskels. Bei gleichem dehnenden Gewicht wird

der verkürzte Muskel absolut mehr verlängert als der ruhende, wie die punktierte Dehnungskurve (Fig. 47, S. 341) b b_1 b_2 b_3 b_4 b_5 des kontrahierten Muskels A b im Vergleich mit derjenigen (B B_1 B_2 B_3 B_4 B_5) des ruhenden Muskels A B ergibt. Dies ist um so auffälliger, als man gerade erwarten sollte, daß der tätige Muskel, weil er kürzer und dicker geworden, nunmehr nach dem allgemeinen Elastizitätsgesetze (S. 340) weniger gedehnt werden würde, als der untätige und daher längere Muskel. Es geht daraus hervor, daß bei der Zusammenziehung des Muskels seine Dehnbarkeit erheblich größer wird als in der Ruhe. Auch nimmt die Dehnbarkeit mit der Größe der Zusammenziehung stetig zu und ist auf der Höhe der Verkürzung am größten, und zwar hier nach Schenck für große Lasten mehrmals so groß als in der Ruhe. Die Dehnungskurve des tätigen Muskels, die ebenfalls die Form einer Hyperbel hat, verläuft daher viel steiler als die des ruhenden Muskels (Fig. 47, S. 341); ob sie diese (wie in Fig. 47 bei B_4 dargestellt) schließlich schneidet, ist fraglich; andere nehmen eine asymptotische Annäherung an.

Fig. 57.

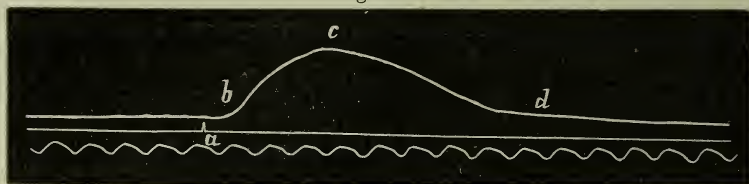


Anordnung für isotonische Muskelzuckung.

Zeitlicher Ablauf der Muskelzuckung. Durch eine ingeniöse Methode hat Helmholtz den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung festgestellt (1852). Er ließ den am Femurende eingespannten Muskel an einen Hebel angreifen, dessen Schreibspitze gegen eine vor ihm schnell vorbeigeführte berußte Zylinderfläche, etwa wie die Trommel des Kymographions (Fig. 22, S. 69, b), lehnte. Zugleich wurde auch der Moment der durch einen Oeffnungsinduktionschlag erfolgenden Reizung durch ein elektrisches Signal

(S. 343) genau verzeichnet. So schrieb der Muskel auf der schnell rotierenden Zylinderoberfläche eine gekrümmte Linie auf, die sog. Zuckungskurve, „Myogramm". Um die Schleuderung der Last und des Zeichenhebels und eine dadurch bewirkte Entstellung der Kurve möglichst zu verringern, benutzt man nach Fick einen leichten Schilfhebel (d e, Fig. 57); die Last wird möglichst nahe der Achse c an eine mit der Achse verbundene Hohlrolle angehängt, und der Muskel greift weiter entfernt von der Achse bei d an. So erhält man ein Myogramm (Fig. 58), das den Ablauf

Fig. 58.



Einfache Muskelzuckung.

der Kontraktion möglichst genau wiedergibt. Man ersieht aus dieser Kurve, daß die Verkürzung nicht im Momente der Einwirkung des Reizes, bei a beginnt, vielmehr eine gewisse Zeit bis zum Beginn der Verkürzung b vergeht, das Stadium der latenten Reizung, das nach Aussage der zu unterst verzeichneten Kurve von einer schwingenden Stimmgabel (100 Vibrationen pro Sekunde) etwa $^1/_{100}$ Sekunde beträgt. Erst nach dieser Zeit führt die durch die Reizung bewirkte Veränderung im Muskel zu einer Verkürzung, entwickelt der Muskel seine Kraft oder Energie, die die dehnende Kraft des angehängten Gewichtes überwindet. Die Verkürzung steigt zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit zu einem Maximum, entsprechend dem Gipfel der Kurve c, empor. Die verkürzende Kraft läßt jetzt nach, die dehnende Kraft des Gewichtes überwiegt und führt den Muskel anfangs schneller, dann langsamer zu seiner Anfangslänge zurück. Die ganze Dauer der Zuckung vom Beginn der Verkürzung des Muskels bis zur Wiederausdehnung auf seine natürliche Länge beträgt beim Froschmuskel $^1/_{10}$—$^1/_5$ Sekunde. Man bezeichnet das Stück b c der Kurve als das Stadium der steigenden Energie, das Stück c bis zur Annäherung an die Abscisse, bis d herab, die Zeit der wiedererfolgten Ausdehnung, als das Stadium der sinkenden Energie. Bei schwachen Reizen ist das Stadium der latenten Reizung größer, die Zuckungshöhe kleiner und die ganze Zuckungskurve kürzer. Wird der ausgeschnittene schlaffe Muskel so stark gespannt, daß er sich sofort verkürzen kann, ohne Zeit für die Anspannung zu verlieren, so kann nach Gad und Tigerstedt das Latenzstadium bis unter $^1/_{250}$ Sekunde heruntergehen; bei dem im Körper verbliebenen und blutdurchströmten Muskel sogar bis auf $^1/_{400}$ Sekunde. Abkühlung, Ermüdung, sowie zunehmende Belastung verlängern das Latenzstadium. Die Zuckungsdauer nimmt im allgemeinen mit sinkender

Temperatur zu, mit steigender ab; der Kurvengipfel (Hubhöhe, S. 355) ist nach Gad und Heymans am höchsten bei 30°, nimmt bis 19° ab, um bei weiter sinkender Temperatur bis gegen 0° wieder zuzunehmen.

Bei demselben Tier finden sich Muskeln von verschiedener Zuckungsdauer, rote und blasse Muskeln (S. 369). Die Warmblütermuskeln zucken im allgemeinen schneller als die Kaltblüter, doch gibt es auch hier sehr langsam zuckende Muskeln z. B. bei der Fledermaus. Unter den Kaltblütern hat äußerst träge Muskeln die Schildkröte. Die schnellsten Muskelzuckungen kommen bei den Insekten vor. Ihr Summen beim Fliegen rührt von den Flügelschlägen her; aus der Höhe des Tons kann man auf die Zahl der Muskelkontraktionen schließen. Doch hat der Wasserkäfer wieder sehr langsam zuckende Muskeln.

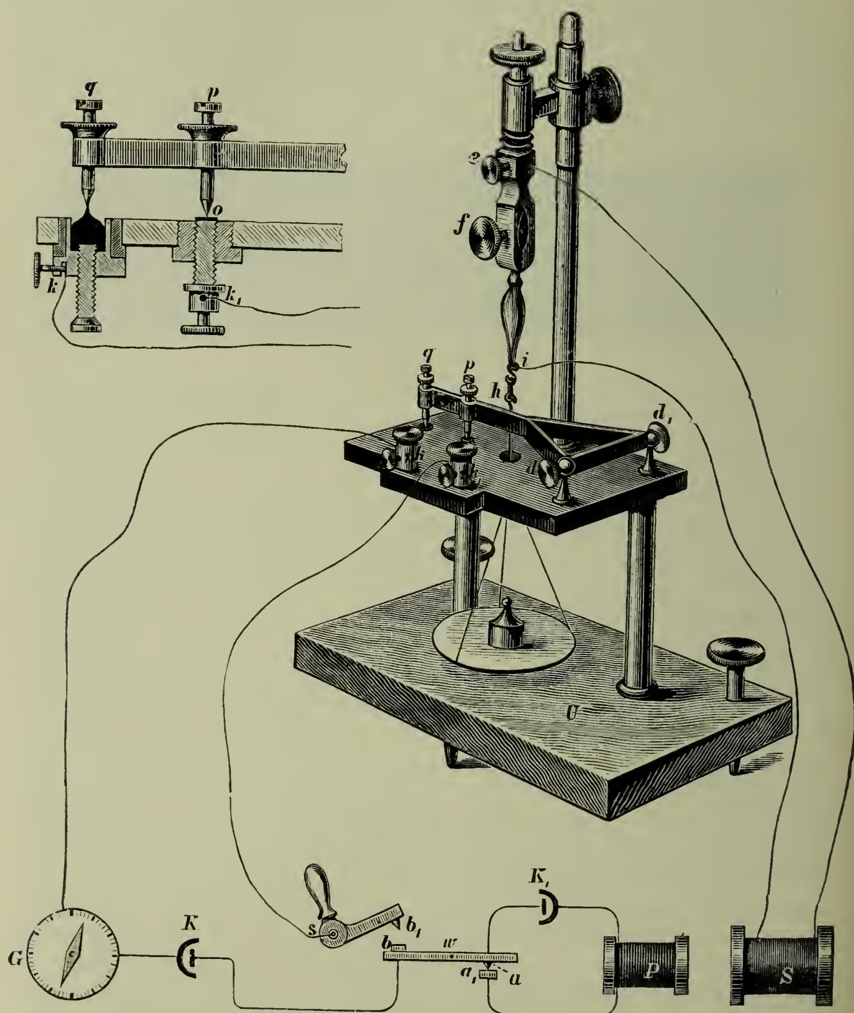
Wird der Muskel nicht durch ein angehängtes Gewicht gedehnt, so kehrt er nach dem Aufhören der Reizung nicht vollkommen zur ursprünglichen Ruhelage zurück, sondern es bleibt ein gewisser Grad von Verkürzung an demselben bestehen, der „Verkürzungsrückstand.“ Dieser Zustand tritt auch am belasteten ausgeschnittenen Muskel auf, wenn er vorher energisch gereizt und hochgradig ermüdet (S. 364) ist.

Noch schärfer als auf dem graphischen Wege hat Helmholtz das Stadium der latenten Reizung und die zeitlichen Verhältnisse der Kraftentwicklung im Muskel mit Hilfe der elektrischen Zeitmessung ermittelt.

Die elektrische Zeitmessung nach Pouillet beruht im Prinzip darauf, aus der Ablenkung, welche die Magnetnadel durch einen Strom erfährt, die Dauer dieses Stromes zu berechnen. Die Größe der Ablenkung der Magnetnadel ist nämlich direkt proportional der Intensität und der Dauer des Stromes, also bei gleicher Stromintensität allein abhängig von der Stromdauer. Man nennt einen solchen auf die Magnetnadel wirkenden Strom den „zeitmessenden Strom.“ Um die elektrische Zeitmessung für die Untersuchung der Dauer der Muskelzuckung zu verwenden, ist es erforderlich, den zeitmessenden Strom genau in dem Momente, wo der Muskel gereizt wird, zu schließen und ihn zu öffnen, sobald der Muskel sich zu verkürzen beginnt. Helmholtz hat dazu eine sinnreiche Vorrichtung konstruiert, deren von E. du Bois-Reymond angegebene Modifikation, der „Froschunterbrecher“ (Fig. 59, U, S. 352) das Prinzip veranschaulicht. Der durch eine Messingzwinge f fixierte Muskel (Gastroknemius des Frosches mit dem unteren Femurende) arbeitet mittels der Haken i und h an einem, auf einer isolierten Tischplatte von Hartgummi um d d_1 als Achse dehbaren Hebel; von diesem gehen durch ein Loch der Platte Fäden ab, welche eine Wagschale tragen. Der Hebel trägt an seinem beweglichen Ende zwei Metallschrauben p und q. Die Spitze von p ruht auf einem in die Tischplatte eingelassenen Platinplättchen o (s. den links oben vom Apparate abgebildeten senkrechten Durchschnitt), während das untere Ende von q mit einer amalgamierten Metallspitze in ein (höher und tiefer) verstellbares Quecksilbernäpfchen taucht oder richtiger (wie aus dem links oben gegebenen Durchschnitt ersichtlich) durch einen, vermöge der Adhäsion an der Metallspitze hängenden Quecksilberfaden in leitender Verbindung steht. Das Näpfchen ist mit k, das Plättchen mit k_1 leitend verbunden. Wird nun zwischen k und k_1 der durch das Galvanometer G gehende zeitmessende Strom der Kette K eingeschaltet, so ist derselbe so

lange geschlossen, als p auf o aufruht. Sobald der Muskel sich nur um die kleinste Größe verkürzt, wird p von o abgehoben und damit der zeitmessende Strom unterbrochen. Durch das Erheben der Spitze q wird aber zugleich der Quecksilberfaden zerrissen, sodaß, wenn nach Wiederverlängerung des Muskels

Fig. 59.



Zeitmessung der Muskelzuckung nach Helmholtz. U der Froschunterbrecher von du Bois-Reymond.

p auf o aufruht, q nicht die Quecksilberoberfläche berührt, vielmehr der zeitmessende Strom dauernd unterbrochen ist. Aus Fig. 59 sieht man, wie die Schließung des zeitmessenden Stromes in dem Momente, wo der Muskel gereizt wird, zu stande kommt. Wird nämlich der Schlüssel s (analog dem Vorreiber d der Fig. 54) heruntergedrückt, so ist durch Berührung der Platinspitze

b_1 mit der Platinplatte b der zeitmessende Strom der Kette K geschlossen. Durch das Herunterdrücken von b geht aber gleichzeitig der andere Arm der um ihren Mittelpunkt drehbaren Doppelwippe w in die Höhe, die Platinspitze a entfernt sich von der Platinplatte a_1, dadurch wird der durch die primäre Rolle G gehende Strom der Kette K_1 geöffnet und so in der sekundären Rolle S ein Oeffnungsinduktionschlag erzeugt, daher mit dem Momente der Schließung des zeitmessenden Stromes der Reiz den Muskel trifft. Genau mit dem Beginne der Zuckung wird p von o abgehoben und dadurch der zeitmessende Strom unterbrochen. Es wird also für den unbelasteten Muskel die so gefundene Zeit dem Stadium der latenten Reizung entsprechen. Auf die Wagschale gelegte Gewichte können, da der Hebel bei p unterstützt ist, den Muskel nicht dehnen, sie steigern nur den Druck, mit dem die Platinspitze von p gegen das Platinplättchen o angedrückt wird, und diesen Widerstand muß der Muskel überwinden, sobald er sich kontrahiert. Man bezeichnet diese Art der Beschwerung, die den ruhenden Muskel nicht zu dehnen vermag, als „Ueberlastung." Ueberlastet man den Muskel mit steigenden Gewichten, so wird die Zeit, die zwischen der Reizung und der Erreichung desjenigen Energiegrades, der zur Ueberwindung der Schwerkraft der angehängten Gewichte erforderlich ist, um so länger, je größer die Ueberlastung ist, oder mit anderen Worten: zur Entwicklung höherer Energiegrade braucht der Muskel längere Zeit, als wenn er unbelastet ist.

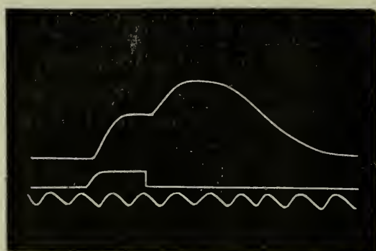
Auch die elektrische Zeitmessung ergibt das Stadium der latenten Reizung (für den unbelasteten Muskel) zu weniger als $^1/_{100}$ Sek. Trägt man bei den Ueberlastungsversuchen die gefundenen Zeiten (die Hundertstel Sekunden, die vergehen, bis der Muskel sich verkürzt) auf die Abscisse, die ihnen entsprechende Ueberlastung auf die Ordinate auf, so erhält man die „Energiekurve" (Helmholtz), die im wesentlichen dem ansteigenden Teil der Zuckungskurve gleicht. Die Energiekurve kann man auch unmittelbar gewinnen, wenn man den Muskel gegen eine Feder arbeiten läßt (S. 354, isometrische Kontraktion).

Abhängigkeit der Zuckungshöhe von der Reizgröße. Bei der elektrischen Reizung kann man die Stärke des Reizes variieren und zwar für Induktionschläge durch Entfernung der sekundären Rolle des Magnetelektromotors von der primären (S. 346). Spannt man den Muskel bei mäßiger Belastung im Myographion (Fig. 57, S. 349) ein, so daß er seine Verkürzung und deren Höhe auf die Schreibtafel selbst verzeichnet, und führt zu ihm die Drähte der sekundären Rolle, so sieht man bei möglichst weitem Abstande beider Rollen auf den Oeffnungsinduktionschlag gar keine Zuckung erfolgen, „unterminimaler Reiz". Nähert man die sekundäre Rolle der primären allmälig, so findet man eine Entfernung, bei welcher der Muskel auf den Oeffnungschlag eben eine minimale Zuckung ausführt; man ist so an die „Reizschwelle" gelangt. Je näher man nun mit der sekundären Rolle an die primäre Rolle rückt, desto höher fallen die Zuckungen aus, bis man dann bei einer gewissen Entfernung, „maximaler Reiz", die größte Zuckungshöhe, das „Zuckungsmaximum" erhält. Von der Reizschwelle ab bis

zum Maximum wächst also die Zuckungshöhe mit der Verstärkung des Reizes und zwar, wenn dieser gleichmäßig wächst, zuerst schnell, dann langsamer. Steigert man die Reizstärke noch weiter, „übermaximaler Reiz", so erhält man keine größere Zuckungshöhe, man sieht im Gegenteil die Zuckungshöhen sehr bald abnehmen; dann ist der Muskel „ermüdet" (S. 364). Gleichwie die Höhe der Einzelzuckung, ist auch die Höhe des Tetanus von der Reizgröße in derselben gesetzmäßigen Weise abhängig.

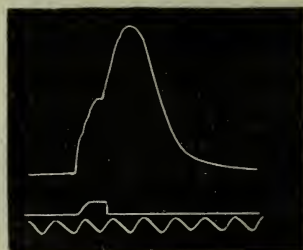
Folgen zwei Reize schnell aufeinander, so summieren sich die Zuckungen, indem sich die zweite Zuckung gewissermaßen auf die erste aufsetzt, „superponiert" (Fig. 60), und zwar erreicht die Summation, was die Zuckungshöhe anlangt, den größten Wert, wenn die zweite Zuckung im Moment des Maximums der ersten Zuckung beginnt (Fig. 61). Eine Summation findet auch dann statt, wenn der zweite Reiz in

Fig. 60.



Summation von 2 Reizen, Intervall $^1/_{20}$ Sekunde.

Fig. 61.



Summation von 2 Reizen, Intervall $^1/_{50}$ Sekunde.

die Latenz (S. 350) des ersten hineinfällt (Zeitintervall $<$ 0·01 Sekunde). Daher sind auch die Zuckungshöhen, „Hubhöhen (S. 355), die ein Muskel im Tetanus erreichen kann, stets beträchtlich (3—4 mal) größer als die maximalen Hubhöhen bei Einzelzuckungen. Aus obigem folgt auch, daß der Tetanus dann ein gleichförmiger sein wird, wenn das Intervall zwischen zwei Reizen kleiner ist als die halbe Zuckungsdauer.

Isotonische und isometrische Kontraktion. Gegenüber der bisher allein betrachteten Art der Muskeltätigkeit, bei der unter möglichst unbehinderter Formveränderung (geringe Belastung) jede Reizung eine Verkürzung mit möglichst gleichbleibender Spannung erzeugt, „isotonische Kontraktion", unterscheidet A. Fick diejenige Zuckungsform, bei welcher der Muskel bei möglichster Verhinderung der Verkürzung nur Spannungszunahme zeigt, als „isometrische". Bei der isometrischen Anordnung nach Gad (Fig. 62) greift der Muskel m an den sehr kurzen Arm d eines zweiarmigen, um c drehbaren Hebels an, dessen anderer vielfach längerer Arm am äußeren Ende die Zeichenspitze e trägt; die Exkursion dieses Armes ist durch eine dem Muskel entgegenwirkende Spiralfeder f möglichst beschränkt. Die so auf der vorbeigeführten Papierfläche verzeichnete „isometrische Zuckungskurve" b läuft ähnlich ab, wie die isotonische (vergl. die

Kurve Fig. 58, S. 350), abgesehen davon, daß sie bei der getroffenen Anordnung unter die Abscisse fällt), doch erreicht sie etwas früher den Gipfel, d. h. das Maximum der Spannung wird früher erreicht als das Maximum der Verkürzung.

Es ist noch der Erwähnung wert, daß sowohl die Isotonie als die Isometrie Grenzfälle vorstellen, die im lebenden Körper höchst selten realisiert sind. Fast jede Muskelzuckung im Körper ist z. T. isotonisch, z. T. isometrisch, nur daß das resp. Verhältnis der Anteile beider in weiten Grenzen schwanken kann. (Vergl. auch bei der Herzkontraktion, S. 42, Isometrie „Anspannungzeit" und Isotonie „Austreibungzeit").

Fig. 62.



Anordnung für isometrische Zuckungen.

Leistungen des tätigen Muskels. Hier kommt der Hub und die Kraft in Betracht. Unter Hub versteht man die Höhe, bis zu welcher der Muskel bei stärkster Reizung das kleinste Gewicht erheben kann, unter Kraft den äußersten Energiegrad des Muskels, bestimmt durch das maximale Gewicht, das der Muskel bei stärkster Reizung eben noch um die kleinste Größe zu heben vermag. Der Hub ist nur abhängig von der Länge der Muskelfasern, die Kraft hinwiederum nur von dem physiologischen Querschnitt des Muskels, d. i. der Querschnitt senkrecht auf die Muskelfasern, also von der Zahl der neben einander gelegenen Primitivfasern. Daher entwickelt der dünne, aber lange und parallelfaserige Sartorius einen großen Hub, aber nur eine geringe Kraft, umgekehrt der etwa eben so lange und dicke, aber aus Querbündeln von kurzen Muskelfasern bestehende Peroneus longus nur einen kleinen Hub, aber wegen seines viel größeren physiologischen Querschnittes

eine vielmal größere Kraft. Die Kraft des Muskels wächst bei parallelfaseriger Anordnung im geraden Verhältnis mit dessen Querschnitt, so daß ein Muskel von doppelter Dicke auch die doppelte Kraft hat. Ferner ergibt sich aus der vom Muskel am Myographion aufgezeichneten Zuckungshöhe, daß der Hub mit dem Grade der Belastung abnimmt und bei einer bestimmten Belastung gleich Null wird. Bei einer bestimmten Belastung nimmt der tätige Muskel genau die Länge an, die der unbelastete ruhende Muskel hat, oder mit anderen Worten: dasjenige Gewicht, das der tätige Muskel nicht mehr von der Unterlage abzuheben vermag, durch das er aber auch nicht über seine natürliche Länge gedehnt wird, gibt das Maß für die relative Kraft des Muskels. Um die Kraft von Muskeln verschiedenen Querschnittes mit einander vergleichen zu können, reduziert man durch Division des Querschnittes in die Kraft letztere auf die Einheit des Querschnittes (1 qcm) und bezeichnet diese Krafteinheit als absolutes Maß der Muskelkraft. Für tetanisierte ausgeschnittene Froschmuskeln hat Rosenthal dies zu etwa 3 kg, für die tetanisierten Muskeln des Menschen Henke und Knorz, Koster u. A. zu 6—10 kg berechnet.

Nähert man bei Ueberlastungsversuchen (S. 353) die Unterstützung dem Befestigungspunkte des Muskels immer mehr, sodaß der Muskel erst, wenn er sich um einen bestimmten Betrag verkürzt hat, auf das Gewicht wirken kann, so werden die Gewichte, die die weitere Verkürzung eben verhindern, immer kleiner, je geringer die Entfernungen zwischen Befestigungs- und Unterstützungspunkt werden, d. h. es nimmt, wie Schwann zuerst gefunden, die Muskelkraft mit dem Grade der Verkürzung ab. Dies folgt übrigens ohne weiteres aus der Dehnungskurve des tätigen Muskels (Fig. 47, S. 341): je größer die Verkürzung des Muskels ist, um so kleiner ist das angehängte Gewicht.

Die umständliche Bestimmung des Querschnittes kann man nach Ed. Weber sehr einfach umgehen. Bekanntlich ist das Gewicht P eines Körpers gleich dem Produkt aus seinem Volumen V in sein spez. Gewicht s. Das Volumen ist aber gleich Länge L mal Querschnitt Q, also $P = V.\, s$; $V = L.\, Q$, folglich $Q = \frac{P}{L.\, s}$, d. h. man dividiert das Produkt aus Länge und spez. Gewicht des Muskels in sein durch Wägung bestimmtes absolutes Gewicht. Das spez. Gewicht des Muskels ist = 1·058.

Die relative Kraft eines Muskels bestimmt man mittels der „Methode der Ueberlastung" (S. 353) an dem Froschunterbrecher (S. 352). Mittels der isometrischen Methode (S. 355) läßt sich die Muskelkraft schnell ermitteln, ohne daß der Muskel durch wiederholte Reizung ermüdet wird: man braucht nur das Gewicht empirisch zu bestimmen, das, anstatt des Muskels am Hebel ziehend, die verzeichnete Spannungshöhe bewirkt.

Die Erhebung einer Last auf eine bestimmte Höhe stellt den mechanischen Nutzeffekt oder die Arbeitsleistung des tätigen Muskels vor. Die geleistete Arbeit A ist gleich dem Produkt aus dem gehobenen Gewicht P in die Hubhöhle h, also

$A = P\,h$. Da P proportional dem Querschnitt, h proportional der Länge des Muskels (S. 355) ist, so ist A proportional der Masse des Muskels, d. h. je schwerer der Muskel, desto größer seine Arbeitsleistung. Wie schon erörtert (S. 355), zeigt der unbelastete Muskel die größte Hubhöhe, mit steigender Belastung nimmt letztere ab und wird schließlich gleich Null. Ist $P = 0$, wie im Falle des unbelasteten Muskels, so ist bei der größten Hubhöhe $A = 0$, ebenso ist $A = 0$, wenn $h = 0$ ist, d. h. bei dem maximalen Gewicht, das der Muskel nicht mehr zu erheben vermag. Daraus folgt, daß mit steigender Belastung die Arbeitsleistung bis zu einem gewissen Maximum zunimmt, um bei noch weiterer Steigerung der Belastung wieder abzunehmen, oder ganz allgemein ausgedrückt: für jeden Muskel gibt es eine bestimmte mittlere Belastung, für die seine Arbeitsleistung am größten ist. Ein Beispiel mag dies erläutern:

Belastung:	0	50	**100**	200	500 g
Hubhöhe:	14	9	**7**	2	0 mm
Nutzeffekt:	0	450	**700**	400	0 g-mm

Weiter hat die Untersuchung der im Körper verbliebenen und der daraus losgelösten Muskeln ergeben, daß der blutdurchströmte Muskel größere Arbeit leisten kann, als der blutleere, worauf noch zurückzukommen sein wird (S. 365). Endlich hat Grützner gezeigt, daß innerhalb gewisser Grenzen die Arbeitsleistung eines Muskels größer ist, wenn er schon vorher im ruhenden Zustande in Spannung versetzt worden ist (S. 141).

Um die durch jede Einzelzuckung geleistete Arbeit zu summieren, ist beim „Arbeitsammler“ von A. Fick der Muskel mit einem leichten Hebel verbunden, der bei jeder Muskelkontraktion ein Rad, um dessen Achse ein durch ein Gewicht gespannter Faden geschlungen ist, immer um ein Stück in der einen Richtung dreht, während er bei der Wiederausdehnung des Muskels heruntersinkt, dabei aber das Rad unbewegt läßt.

Noch mehr Arbeit als bei Erhebung der Last um den Betrag der Verkürzung leistet der Muskel, wenn das Gewicht nicht gehoben, sondern in die Höhe geworfen wird, „Wurfbewegung“. Es kann dann beträchtlich höher steigen, als der Verkürzung des Muskels entspricht.

Arbeitsleistung im Tetanus. Muskelgeräusch. Im Tetanus vermag der Muskel größere Arbeit zu leisten als in der Einzelzuckung. Es findet neben der Summation der Höhen auch eine Summation der Kraft statt. Der Muskel hebt größere Gewichte, als in der Einzelzuckung, seine Kraft ist 2—3mal größer. Während der Dauer des Tetanus trägt aber der Muskel nur das einmal gehobene Gewicht, leistet also im Sinne der Mechanik keine Arbeit. Und doch lehrt die tägliche Erfahrung, daß man mit erhobenem Arm ein Gewicht nicht lange tragen kann; der Arm „ermüdet“; dies spricht dafür, daß schon durch die dauernde Verkürzung ein Vorgang, ähnlich der Arbeitsleistung, gesetzt wird, nur daß diese Arbeit eine gewissermaßen innere ist (Rosenthal), indem dabei die mechanische Arbeit, die Massenbewegung in eine

Molekularbewegung, in Wärme übergeht (S. 361). Daß im tetanischen Muskel, ungeachtet der scheinbaren äußeren Ruhe, im Innern Bewegungen stattfinden, dafür spricht auch die Erscheinung des Muskelgeräusches. Wollaston und P. Erman haben die zuerst von Swammerdam (1670) gemachte Erfahrung, daß man, wenn man eine Hand an das Ohr legt und die Armmuskeln tetanisch zusammenzieht, ein tiefes summendes Geräusch vernimmt, auf einen dem Tetanus angehörenden diskontinuierlichen Vorgang zurückgeführt, derart, daß der Tetanus sich aus einer Anzahl von Stößen zusammensetze, zwischen denen der Muskel keine Zeit zum Erschlaffen hat, und daß diesen Stößen entsprechend der Muskel in, für das Auge allerdings nicht sichtbare Schwingungen gerate, die eben die Ursache des Muskelgeräusches sind. Dieses tiefe Muskelgeräusch kann man sehr laut wahrnehmen, wenn man auf den Arm ein Höhrrohr setzt und nun die Armmuskeln tetanisch kontrahiert; noch einfacher, wenn man bei voller Stille in der Umgebung die Kiefer fest aufeinander beißt. Die natürliche willkürliche Kontraktion der Skelettmuskeln ist auch tetanischer Art (S. 343), wie die graphische Registrierung der Verdickung des Muskels lehrt, an der stets Schwankungen der Verkürzungsgröße zu erkennen sind (8—12 Oscillationen in der Sekunde.) Uebrigens ist auch jede Einzelzuckung mit einem kurzen Geräusch verbunden, das nach Bernstein noch wahrzunehmen ist, wenn der Muskel durch Einschließen in (erhärtende) Gipsmasse an der Formveränderung gänzlich verhindert ist. Daher liefert auch das systolische Herz ein Muskelgeräusch (S. 47), die Grundlage des ersten Herztones.

Chemische Vorgänge bei der Muskeltätigkeit. Der Muskel ist zu recht beträchtlicher Arbeitsleistung befähigt. Nun besagt aber das Gesetz von der Erhaltung der Kraft (S. 316), daß keine Arbeitsleistung von selbst entsteht, daß jede lebendige Kraft nur die Umsetzung von Kräften vorstellt, die zuvor in anderer Form vorhanden gewesen sind. Am häufigsten geht lebendige Kraft aus der Umsetzung derjenigen Spannkräfte hervor, die bei der Spaltung chemischer Verbindungen frei werden. In der Tat erfolgen auch bei der Muskeltätigkeit chemische Vorgänge und zwar Oxydationen und Spaltungen im Muskel. Aehnliche Prozesse zeigt auch schon der ruhende Muskel; er nimmt Sauerstoff auf und gibt Kohlensäure ab, und zwar ist die aufgenommene Menge Sauerstoff größer als die, welche der abgegebenen Kohlensäure entspricht, sodaß Sauerstoff in irgend einer Verbindung zurückgehalten, aufgespeichert wird. Ferner verbraucht der ruhende Muskel Glykogen. Dieser Stoffwechsel in der Ruhe ist an sich gering und wird reflektorisch vom Nervensystem beeinflußt; Zuntz und Röhrig haben ihn daher „chemischen Tonus" genannt (s. Reflextonus). Viel mächtiger aber sind die Umsetzungen im tätigen Muskel. Auf Kosten dieser chemischen Prozesse wird mechanische Arbeit geleistet.

Schon Helmholtz (1845) hat nachgewiesen, daß beim Tetanus die Menge der in Wasser löslichen Bestandteile des Muskels ab-

nimmt, die Menge der in Alkohol löslichen dagegen zunimmt. Sodann hat E. du Bois-Reymond (1859) gezeigt, daß, während der ruhende Muskel gegen Lackmus neutral oder schwach alkalisch reagiert, der tetanische eine deutlich saure Reaktion darbietet, die wahrscheinlich auf gebildete Milchsäure $C_3H_6O_3$ und zwar sogen. Fleischmilchsäure oder Paramilchsäure $CH_3.CH(OH).COOH$ (rechtsdrehende Aethylidenmilchsäure) zurückzuführen ist. Die Bildung von Milchsäure wies auf die Gegenwart von Kohlehydraten im Muskel hin, bei deren fermentativer Spaltung Milchsäure entsteht (S. 130). In der Tat haben denn auch O. Nasse und Weiß im ruhenden Muskel Glykogen (S. 229) zu 0·3—1 pCt. (noch reichlicher bei Embryonen und jungen Tieren) gefunden und gezeigt, daß bei der Tätigkeit, auch am ausgeschnittenen Muskel, das Glykogen verbraucht, erst in Zucker und dann in Milchsäure übergeführt wird (vergl. hierzu S. 367). Die Säurebildung wächst nach Heidenhain mit der Spannung des Muskels, ist daher am größten bei isometrischer Anordnung (S. 354). Auch das Muskelglykogen nimmt, wie das Leberglykogen (S. 231), nach Böhm mit der Nahrungsaufnahme an Menge zu. Uebrigens nimmt der Muskel bei der Tätigkeit auch aus dem Blut Zucker auf und verbraucht ihn. Ferner wurde man darauf aufmerksam, daß das aus tätigen Muskeln ausfließende Blut das schwärzeste, also sauerstoffärmste ist, das im Körper vorkommt: also muß in den Muskeln der Blutsauerstoff zum größten Teil verbraucht werden. Schon das aus ruhenden, stets in einem gewissen Spannungszustande befindlichen Muskeln abfließende Venenblut ist nach Ludwig und Sczelkow um 9 pCt. ärmer an Sauerstoff und um 7 pCt. reicher an Kohlensäure als das arterielle. Im tätigen Muskel sind die Blutgefäße stets erweitert, sodaß nach Untersuchungen von Chauveau und Kaufmann an den Muskeln des lebenden Pferdes eine 3—5 mal so große Blutmenge in der Zeiteinheit hindurchfließt als durch den ruhenden Muskel. Im Einklang damit verbraucht der tätige Muskel sehr viel mehr Sauerstoff und bildet entsprechend mehr Kohlensäure und zwar bis zum 5 fachen gegenüber der Ruhe. Dabei wird mehr Kohlensäure gebildet, als dem aufgenommenen Sauerstoff entspricht; es verhält sich also der Gaswechsel des arbeitenden Muskels gerade umgekehrt wie der des ruhenden. Das bestätigt, daß bei der Tätigkeit nicht bloß Oxydations-, sondern auch Spaltungsprozesse vor sich gehen. Damit hängt zusammen, daß, wie Hermann gezeigt hat, Froschmuskeln in sauerstofffreier Luft arbeiten und Kohlensäure abgeben können, obwohl in ihnen keine Spur von freiem, auspumpbaren Sauerstoff nachweisbar ist, was Pflüger später für den Gesammtorganismus bewiesen hat (S. 302). Es muss also der in der Ruhe aufgespeicherte Sauerstoff (S. 358) bei der Tätigkeit abgespalten werden. Der überlebende ausgeschnittene und entblutete Muskel nimmt nach du Bois-Reymond noch aus der Luft Sauerstoff auf und gibt Kohlensäure an dieselbe ab: bei der Tätigkeit so reichlich, daß er reduzierende Wirkungen ausübt, z. B. Nitrate in Nitrite verwandelt.

Wenn ungeachtet des reichlichen O_2-Verbrauches und der entsprechend gesteigerten CO_2-Bildung in den tätigen Muskeln, die auch die Gesamtausscheidung von CO_2 durch die Atmung bis auf das Mehrfache in die Höhe treibt (S. 85), beim arbeitenden Tiere im arteriellen Körperblute nach Zuntz und Geppert der O_2-Gehalt noch größer und der CO_2-Gehalt noch kleiner ist, als beim ruhenden Tiere, so rührt dies daher, daß Hand in Hand mit der Muskeltätigkeit eine bedeutende Zunahme der Atemtiefe (S. 113) neben Steigerung der Atemfrequenz (S. 118) geht, die nicht nur den Mehrverbrauch von O_2 deckt, sondern ihn sogar überkompensiert.

Die bei starker Muskeltätigkeit gebildete und ins Blut übertretende Milchsäure wird nach Marcuse in der Leber zerstört, daher keine Milchsäure bei Säugern durch den Harn austritt. Auch die Menge des sauren Kaliumphosphats nimmt bei der Muskelarbeit zu, hauptsächlich dadurch, daß die entstehende Milchsäure sich mit dem Dikaliumphosphat K_2HPO_4 des Muskels zu milchsaurem Kali und Monokaliumphosphat KH_2PO_4 umsetzt; nur wenn mehr Milchsäure vorhanden ist, als das Phosphat zu sättigen vermag, bleibt der Ueberschuß als freie Milchsäure bestehen.

Außer dem im lebenden Muskel nur spurweise vorkommenden Muskelzucker, der zum größten Teil Maltose ist, findet sich noch ein süßlich schmeckender Stoff, Inosit $C_6H_{12}O_6$, von Scherer im Herzmuskel entdeckt, kristallisierbar, in Wasser löslich. Er färbt sich, mit Salpetersäure fast bis zur Trockne abgedampft, beim Zusatz von etwas Ammoniak lebhaft rosenrot und ist kein Kohlehydrat, sondern ein Alkohol der aromatischen Reihe (Hexahydroxylbenzol).

Unter den Eiweißstoffen des Muskels, die etwa zu 20 pCt. darin enthalten sind, finden sich in dem aus entbluteten Muskeln ausgepreßten Safte: eine bei 52° koagulierende Globulinsubstanz, Kühne's Myosin, und ein um 60° koagulierendes Albumin, v. Fürth's Myogen, dieses etwa 4mal so reichlich als jenes; auf beide haben wir noch zurückzukommen (S. 368); endlich eine kleine Menge eines den Muskelkernen entstammenden P-haltigen Nukleoproteïds (S. 14). Bei der Tätigkeit scheinen die Eiweißstoffe kaum angegriffen zu werden. Außerdem enthält der Muskel, auch der entblutete, einen mit dem Blutfarbstoff, dem Hämoglobin identischen Farbstoff, ferner Bindegewebe, das sich beim Kochen in Glutin, Leim verwandelt, am reichlichsten wohl die Muskeln der Kälber; weiter eine Reihe von N-haltigen Körpern der regressiven Metamorphose, „Fleischbasen": Kreatin, Xanthin und Hypoxanthin (S. 239), insgesamt nur zu ca. $1/3$ pCt., die von Siegfried dargestellte Phosphorfleischsäure, endlich geringe Mengen von Fett, reichlicher nur bei gemästeten Tieren. Bei der Muskeltätigkeit scheinen die Fleischbasen zuzunehmen.

Kreatin $C_4H_9N_3O_2 + H_2O$, kristallisiert in rhombischen Prismen, löst sich schwer in kaltem, leichter in heißem Wasser, wenig in Alkohol. Mit Säure erhitzt oder nur längere Zeit mit Wasser gekocht, verliert es Wasser und geht in Kreatinin $C_4H_7N_3O$ (S. 240) über. Im Muskel ist es zu etwa 0·3 pCt. enthalten.

Es finden also bei der Muskeltätigkeit fermentative Spaltungen (Bildung von Zucker und Milchsäure) und Oxydationen (vermehrte Kohlensäure-Bildung unter reichlichem Sauerstoff-Verbrauch) statt (E. Hering's Dissimilationsprozesse). Und bei beiden Vor-

gängen, insbesondere bei den Oxydationen werden chemische Spannkräfte in lebendige Kräfte umgesetzt, die entweder als Massenbewegung, hier die Muskelzusammenziehung, oder als Molekularbewegung, d. i. Wärme auftreten können (S. 315). Da die Quellung der Eiweißkörper mit einer Temperatursteigerung einhergeht und die Muskelkontraktion nach Engelmann einem Quellungsvorgang entspricht (S. 348), kommt auch diese Quellungswärme mit in Betracht. In der Tat wird bei der Muskelkontraktion Wärme gebildet. Lötet man zwei ungleiche Metalle, Kupfer und Eisen, aneinander, z. B. je einen Kupferdraht an die Enden eines Eisenstabes, bringt beide Drähte zur Berührung und erwärmt die eine Lötstelle, so entsteht in dem so geschlossenen Kreis ein Strom, dessen Stärke proportional der Temperaturdifferenz zwischen der erwärmten und der anderen Lötstelle ist. Hierauf gründet sich die thermoelektrische Messung. Werden Stäbe oder Streifen von solch zwei Metallen, am besten von Neusilber und Eisen im Zickzack abwechselnd aneinander gelötet, sodaß die Lötstellen an beiden Seiten gelegen sind, und die äußersten freien Enden durch einen Kupferdraht verbunden, so erhält man eine Thermosäule. Auf thermoelektrischem Wege haben Becquerel und Breschet zuerst am lebenden Menschen die Temperaturerhöhung bei der Muskelkontraktion nachgewiesen. Da hierbei zweifelhaft blieb, ob die Temperaturerhöhung nicht vom verstärkten Blutzufluß herrührte, so durchstach Helmholtz (1848) die Muskeln des einen Schenkels der durch das Becken verbundenen Hinterextremitäten des Frosches mit der einen, die des anderen Schenkels mit der anderen Lötstelle einer Thermosäule und tetanisierte nur den einen Schenkel 2—3 Minuten lang; der tetanisierte ergab eine Temperaturerhöhung von 0·14—0·18 ° C. Heidenhain (1864) vermied den Uebelstand, die Muskeln durch die durchgestochene Thermosäule zu verletzen, indem er letztere in einer Aufhängung anbrachte, die genau den Bewegungen des Muskels folgt, ihm also bei jeder Phase der Zusammenziehung fest anliegend bleibt, und fand so, daß für den Froschmuskel, wenn er sich frei zusammenzieht, bei jeder einzelnen Kontraktion die Temperatur bis um 0·005 ° C. ansteigen kann, nach Danilewsky um 0·01 ° C. pro Gramm Froschmuskel. Das aus tätigen Muskeln abströmende Venenblut ist nach Ludwig und Smith bei energischer Aktion bis um 0·6 ° C. wärmer als das Arterienblut. Hierbei hat es sich auch herausgestellt, daß, wenn die Muskeln sich nicht vollständig zusammenziehen können, wie es der Fall ist, wenn man den ganzen Schenkel tetanisiert, indem die Kontraktion der Strecker bei einer gewissen Streckung des Hinterbeins infolge der Wirkung der Antagonisten (Beuger) sistiert, sich mehr Wärme entwickelt, als wenn die Muskeln sich frei verkürzen können, daher auch die grösseren Werte, die Helmholtz erhalten hat. Ebenso ist die gebildete Wärmemenge größer, wenn der Muskel durch Belastung an der Verkürzung verhindert wird (isometrische Anordnung, S. 354). Wenn, wie im

Verlaufe des Tetanus, im mechanischen Sinne keine Arbeit geleistet wird, so steigt die Wärmebildung stetig an bis zu einem Maximum; diese Wärmebildung ist die sog. innere Arbeit des tetanischen Muskels (S. 357). Allein auch der isotonisch zuckende Muskel entwickelt noch Wärme, wenngleich weniger als der isometrisch zuckende. Bei geringster oder gar keiner Belastung ist nach Fick die gesamte Energieentwicklung (chemische Spannkraft der bei der Tätigkeit verbrauchten Stoffe) im Froschmuskel das 16fache der Arbeitsleistung, während sie bei größter Belastung kaum das 4fache beträgt; in jenem Falle werden also nur 7 pCt., in diesem 25 pCt. der chemischen Spannkraft für die Arbeitsleistung verwertet. Je länger und intensiver die Arbeit ist, mit desto geringerem Stoffverbrauch wird weiterhin gearbeitet, wie Heidenhain für den Froschmuskel, Zuntz für die Muskeln des lebenden Menschen und Pferdes gezeigt haben, sodaß 35 pCt., günstigsten Falles bis zu 40 pCt. von der chemischen Spannkraft der bei der Tätigkeit verbrauchten Stoffe in Arbeitsleistung umgesetzt werden können. Somit ist der Muskel die vollendetste Kraftmaschine, die wir kennen (S. 331).

Versuch einer Theorie der Muskelkontraktion. Die Tatsache, daß alle faserig differenzierten kontraktilen Teile Doppelbrechung (S. 334) besitzen, daß ferner bei der Entwickelung des Embryos zugleich mit dem Auftreten doppelbrechender Substanz sich die ersten Muskelkontraktionen zeigen, und daß in Krankheiten Schwund der Doppelbrechung in den Muskeln mit Verlust der Kontraktilität verbunden ist, lassen nach Engelmann einen Einblick in das Wesen der Muskelkontraktionen gewinnen. Jede doppelbrechende Substanz besitzt nämlich die Eigenschaft, bei Erwärmung sich ohne Volumenänderung in der Richtung der optischen Achse zu verkürzen, in der darauf senkrechten Richtung dagegen zu verbreitern. Es wird daher auch im Muskel der auf Reizung erfolgende Stoffzerfall durch die dabei frei werdende Wärme zu einer Verkürzung der doppelbrechenden Teilchen im Muskel und, da diese in der Richtung ihrer optischen Achse in der Muskelfaser angeordnet sind, auch zu einer Verkürzung der Muskelfaser selbst führen müssen. Daß hierbei die Eigenschaft gespannter quellbarer (S. 197) Fäden, beim Erwärmen sich unter Wasseraufnahme zu verkürzen, Berücksichtigung verdient, darauf weist die Zunahme des Volumens der doppelbrechenden auf Kosten der einfach brechenden Substanz innerhalb jedes Muskelelementes (S. 348) während der Kontraktion hin. Man bezeichnet diese Auffassung vom Wesen der Muskelkontraktion, wonach durch die chemische Umsetzung erst Wärme und durch diese dann in ihrer Einwirkung auf die quellbaren Teile der Fibrillen Verkürzung zustande kommt, als die thermodynamische Theorie im Gegensatz zur chemodynamischen, wonach die chemische Umsetzung direkt zur Verkürzung führt (etwa ähnlich wie die postmortalen Zersetzungen zur Starreverkürzung, L. Hermann).

Quelle der Muskelkraft. Bei der Tätigkeit des Muskels ist eine Abnahme der Eiweißstoffe desselben nicht sicher nachgewiesen. Nun ließe sich aber einwenden, daß die Stoffwechselprodukte in jedem einzelnen Muskel im Verhältnis zu dessen Gesamtgehalt an Stoffen eine zu geringe Größe vorstellen. Läßt man aber die Muskeln des ganzen Körpers, deren Masse mindestens

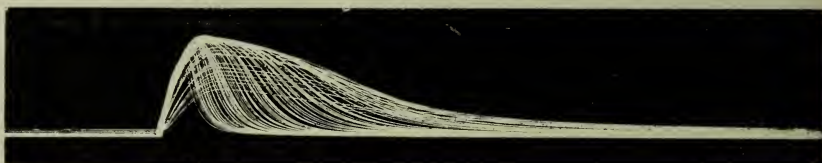
40 pCt. des Körpergewichts entspricht, für längere Zeit arbeiten, so treten die in den Muskeln gebildeten Umsatzprodukte in das Körperblut über und durch dieses zum größten Teil auf dem Wege der Ausscheidungen (Harn, Haut, Lunge) heraus. Für die Kohlensäure haben wir schon bei der Atmung (S. 85) gesehen, daß dieselbe bei Arbeitsleistung in einer gegenüber der Muskelruhe erheblich gesteigerten Menge ausgehaucht wird. Die Mehrausscheidung von CO_2 ist einmal auf die reichlichere Bildung von CO_2 in den Muskeln bei deren Tätigkeit zurückzuführen, sodann auf die Zunahme der Atemtiefe und -frequenz (S. 113, 118), die sich bei schwerer Arbeit einstellt. Da nun die Zerfallsprodukte des Eiweiß nur durch den Harn und zwar bei den Karnivoren und Omnivoren überwiegend als Harnstoff den Körper verlassen, so wird, falls bei der Muskeltätigkeit Eiweißstoffe zerstört werden, sich dies durch eine, jenem Mehrbetrage an zerstörtem Eiweiß entsprechende Vermehrung des ausgeschiedenen Harnstoffes zeigen müssen. Indes hat sich durch Versuche von C. Voit (1860) für den arbeitenden Menschen (S. 290) und für den Hund sowie durch die von Fick und Wislicenus (Besteigung des Faulhorns) u. A. am Menschen gezeigt, daß nur eine außerordentlich geringe Mehrausscheidung von Harnstoff bei größerer Arbeitsleistung stattfindet, und dieses geringe Plus an zerstörtem Eiweiß ist weit davon entfernt, durch seinen Zerfall das dem mechanischen Aequivalente der geleisteten Arbeit entsprechende Wärmeäquivalent zu liefern (1 Calorie = 424 kg-m [S. 316]). Es ist lehrreich, sich die quantitativen Unterschiede im Stoffverbrauch des Körpers bei Ruhe und Tätigkeit durch die Stoffbilanz (S. 283 und 290) vorzuführen. Dagegen entspricht dem Mehrbetrage der CO_2-Ausscheidung bei Arbeitsleistung ein Wärmeäquivalent, das dem mechanischen Aequivalente der geleisteten Arbeit ziemlich nahe kommt. Die Quelle der Muskelkraft ist also mithin nicht die Zerstörung N-haltiger, sondern die Oxydation N-freier, aber C-reicher Stoffe (Kohlehydrate) im Muskel.

Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, daß für die Ermöglichung der Arbeitsleistung Menschen und Tiere der Mehrzufuhr C-reicher Nahrung (Kohlehydrate und Fette) bedürfen. Im Einklang hiermit steht die Erfahrung, daß schwer arbeitende Menschen sehr erhebliche Mengen C-reicher Nahrung (Brot, Kartoffeln, Reis, Mais, Speck) einführen. Auch in den pflanzlichen Nahrungsmitteln, den Cerealien, sowie im Heu und Gras sind sehr große Mengen C-reicher Stoffe, an Kohlehydraten 4—8 mal so viel als von Eiweißstoffen enthalten, und gerade bei diesen Futtermitteln werden unsere Lasttiere (Pferd und Rind) zu sehr erheblicher Arbeitsleistung befähigt. Der geringe Mehrverbrauch an Eiweißstoffen, der neben der vermehrten Zerstörung N-freier Stoffe bei der Muskeltätigkeit nachweisbar ist, ist auf den Umsatz eiweißhaltiger Muskelsubstanz zu beziehen, aber nur in dem Sinne, daß infolge der Tätigkeit die Muskelsubstanz selbst, ähnlich wie die Eisenteile bei der Dampfmaschine, einer Abnutzung unterliegt. Daher ist für die Arbeitsleistung auch Mehrzufuhr eiweißhaltiger Nahrung, wenn auch in geringerem Maße erforderlich, aber nur um den Muskel in gutem Stande zu erhalten (S. 291), um den Wiederersatz

der sich abnutzenden Formelemente, an deren Integrität schließlich jede physiologische Leistung gebunden ist, zu ermöglichen.

Versuche von E. Wolff und Kellner haben für das Pferd bei der Arbeitsleistung und bei gleichem Futter, das täglich rund 810 g verdauliches Eiweiß, 200 g Fett und 4100 g Kohlehydrate bot, eine beträchtlich vermehrte Zerstörung von Eiweiß gefunden. Auch einseitige Steigerung des Futtereiweiß bis auf 1200 g pro Tag ließ die Zunahme des Eiweißzerfalles bei der Arbeit unbeeinflußt. Als aber in einer weiteren Versuchsreihe die Kohlehydrate und Fette des Futters auf 4540 bezw. 245g erhöht wurden, blieb die N-Ausscheidung durch den Harn fast genau dieselbe, gleichviel ob das Tier mäßig oder stark arbeitete. Also hat Muskeltätigkeit nur dann einen größeren Eiweißverbrauch zur Folge, wenn weder in der Nahrung noch am Körper genügende Mengen N-freier, C-haltiger Stoffe (Kohlehydrate, Fette) zur Verfügung sind. Daß indes auch bei nur wenig Fetten und Kohlehydraten, aus der Zerstörung des Eiweiß die Energie für die Muskelkontraktion frei werden kann, zeigt Pflüger's Versuch (S. 291), in dem ein magerer Hund allein bei Fleischfutter auch seinen Stoffverbrauch bei dauernder Arbeit zu decken vermochte.

Fig. 63.



Gastroknemius des Frosches durch maximale Oeffnungsinduktionschläge im Intervall von 1·5 Sek. bis zur Ermüdung gereizt.

Muskelermüdung. Einen vom Organismus getrennten Muskel kann man als ein Reservoir von Stoffen ansehen, von denen ein Teil bei jeder Zusammenziehung verbraucht wird. Es ist daher auch klar, daß die Arbeit des Muskels nur beschränkte Zeit dauern kann, indem ein Zeitpunkt eintreten wird, wo die Vorräte an zersetzbaren Stoffen im Muskel erschöpft sind; dann tritt notwendigerweise ein Stillstand ein. Diesen Zustand, in dem die Arbeitsleistung des Muskels stetig heruntergeht, bezeichnet man als „Ermüdung", und wenn dieselbe ganz sistiert, als „Erschöpfung". Ermüdung und schließlich Erschöpfung treten leicht ein, wenn der ausgeschnittene Muskel anhaltend tetanisiert wird. In diesem Zustande zeigt der gereizte Muskel ein längeres Stadium der latenten Reizung (S. 350), die Hubhöhe ist niedriger und der Ablauf der Zuckung erfolgt gedehnter, das Stadium der steigenden, in noch weit höherem Grade das der sinkenden Energie ist zeitlich verlängert; auch bleibt häufig ein Verkürzungsrückstand (S. 351). Aus dem gedehnten Verlauf der Einzelzuckung in der Ermüdung erklärt es sich leicht, warum der ermüdete Muskel schon bei einer geringeren Zahl von Einzelreizen tetanische Bewegungsform (S. 343) annimmt, als der frische Muskel (Marey, Fick). Läßt man nur Einzelreize in Intervallen, sog. rhythmische Reize auf den Muskel

einwirken, so kann er viel länger tätig bleiben, und zwar um so länger, je größer das Intervall zwischen zwei Kontraktionen ist. Dabei zeigt sich auch die eigentümliche Erscheinung (Fig. 63), daß bei maximaler Reizstärke die Kontraktionshöhen zuerst zunehmen (Bowditch's „Treppe") bis zu einem Maximum, auf dem sie durch eine große Reihe von Zuckungen verharren, um dann allmählich bis zur Erschöpfung abzusinken; doch kann der erschöpfte vom Körper getrennte Muskel nach geeigneter Pause sich wieder erholen; freilich nur in sehr mäßigem Grade. Da dem ausgeschnittenen Muskel für die bei der Tätigkeit verbrauchten Stoffe kein Ersatz zugeführt wird, so deutet diese Erfahrung darauf, daß schon die Anhäufung der bei der Muskeltätigkeit gebildeten Umsatzprodukte zum Teil an der schnellen Ermüdung Schuld ist. Hierfür spricht auch J. Ranke's Versuch; stellt man von anhaltend tätig gewesenen Froschmuskeln ein Wasserextrakt her, in das ein großer Teil der bei der Zusammenziehung gebildeten Stoffe übergeht, und spritzt die, analog der Fleischbrühe (S. 295), neben den Fleischbasen (Kreatin u. s. w.) auch Milchsäure und saures phosphorsaures Kali enthaltende Flüssigkeit in die Gefäße eines frischen Muskels, so büßt dieser dadurch seine Leistungsfähigkeit ein. So soll nach Preyer schon $^1/_{1800}$ vom Gewicht des Muskels an Milchsäure genügen, dem Muskel einen beträchtlichen Teil seiner Leistungsfähigkeit zu rauben; dasselbe ist bei Kalisalzen selbst in starker Verdünnung der Fall. Wäscht man diese „Ermüdungstoffe" z. B. durch Hindurchleiten einer $^3/_4$ proz. NaCl-Lösung durch die Blutgefäße aus, so fängt der Muskel wieder an, auf Reize mit Zuckungen zu antworten.

Anders liegen die Verhältnisse bei dem im unversehrten Zusammenhange mit dem Körper befindlichen Muskel. Hier können durch das Venenblut und die Lymphe die bei der Muskelarbeit gebildeten Stoffe (CO_2, Milchsäure u. a.) aus dem Muskel fortgeschwemmt werden und in den allgemeinen Kreislauf übertreten, andererseits aber durch den arteriellen Blutstrom dem Muskel, zum Ersatz des verbrauchten, neues Nährmaterial und insbesondere Sauerstoff zugeführt werden. Auch dürfte die stetige Neutralisation der bei der Tätigkeit gebildeten Milchsäure durch die Alkali-Ionen des Blutes für die Erhaltung der Reaktionsfähigkeit des Muskels nicht ohne Bedeutung sein. So begreift es sich, daß der vom Blute durchströmte Muskel auch größerer Arbeitsleistung fähig ist, als der blutleere, vom Körper losgelöste (S. 357). Für die Muskeln der Warmblüter ist diese stetige Zufuhr arteriellen Blutes so unentbehrlich, daß der ausgeschnittene Muskel außerordentlich schnell seine Leistungsfähigkeit einbüßt. Ebenso büßt auch der von der Blutzufuhr abgesperrte Säugetiermuskel im Körper des lebenden Tieres allmählich seine Reaktionsfähigkeit ein (Stenson'scher Versuch [1667]); so nach Schiffer die Muskeln des Hinterbeins infolge Unterbindung der Aa. iliacae schon nach 4 Stunden. Aber auch ausgeschnittene Muskeln der Warmblüter

kann man, wie C. Ludwig u. a. gezeigt haben, durch künstliche Durchblutung für längere Zeit (20—24 Stunden) leistungsfähig erhalten. Nun tritt aber infolge andauernder Tätigkeit auch beim blutdurchströmten Muskel des lebenden Warmblüters Ermüdung ein, wenn auch nach Rollett ceteris paribus viel langsamer als beim Kaltblütermuskel. Hunger, Mangel an Schlaf, ungenügende Blutzufuhr beschleunigen den Eintritt der Ermüdung. Man hat sich wohl vorzustellen, daß unter diesen Umständen bei dem großen Stoffverbrauch und bei der reichlichen Bildung von Zersetzungsprodukten infolge anhaltender Tätigkeit die Abfuhr der Ermüdungstoffe wie die Zufuhr neuen Nährmaterials in nicht mehr ausreichender Weise erfolgt. Findet aber ein passender Wechsel zwischen Ruhe und Tätigkeit statt, so können in den Intervallen zwischen den einzelnen Kontraktionen die verbrauchten Stoffe fortgeschwemmt und durch frische ersetzt werden. So ist es zu verstehen, weshalb eine zweckmäßige Abwechslung von Ruhe und Tätigkeit den Muskel so außerordentlich leistungsfähig erhält. Untersuchungen an einem geeigneten, die Muskelzuckungen des lebenden Menschen registrierenden Apparate (Mosso's Ergograph) lehren, daß 10 Sekunden genügen, um den Skelettmuskel ausruhen zu lassen. Andere Muskeln, z. B. das Herz, ermüden viel schwerer; bei Ruhepausen von 0·2—0·4 Sekunden (Dauer der Diastole, S. 34) bleibt es dauernd leistungsfähig. Ebenso folgt bei den Atemmuskeln die (tetanische) Kontraktion und die Erschlaffung in geeignetem Wechsel, um sie während des ganzen Lebens tätig zu erhalten. Uebrigens kann sogar die Leistungsfähigkeit des Muskels zunehmen, wenn im Verein mit häufiger Beanspruchung, „Uebung“, die Stoffzufuhr reichlicher wird, als der Stoffverbrauch (Arbeitshypertrophie, Volumenzunahme der Muskeln). Diese verschiedenen Zustände der Leistungsfähigkeit des Muskels bezeichnet man auch als Herabsetzung resp. Steigerung seiner Erregbarkeit.

Ueberleben des Muskels. Muskelstarre. Ausgeschnittene Muskeln überdauern die Trennung vom Gesamtorganismus sehr verschieden lange Zeit, je nach der Tierart und der Temperatur der Umgebung. Säugetiermuskeln bleiben selbst unter günstigen Bedingungen (bei feuchter Luft und mittlerer Zimmertemperatur) nur etwa $1/_2$ Stunde lang noch zuckungsfähig, Froschmuskeln viele Stunde bis Tage. Bei niederer Temperatur (0 bis 4° C.) und Schutz vor Austrocknung hat E. du Bois-Reymond Froschmuskeln sogar noch 8—10 Tage reaktionsfähig gefunden; Temperaturen über 40° heben dagegen sehr rapide die Leistungsfähigkeit der Muskeln auf. Reagiert der Muskel auf Reize nicht mehr, so stellen sich bald gewisse Veränderungen an ihm ein, die Muskeln werden heller, dabei trübe, weniger dehnbar und leicht zerreißlich, und zwar die von der Blutzufuhr so außerordentlich abhängigen Säugetiermuskeln schon kurze Zeit nach dem Aufhören der Atem- und Herzbewegungen. Zunächst sinkt an der Leiche, der Schwere folgend, der Unterkiefer herab, die etwa geöffneten Augenlider

sowie die Arme fallen passiv herab. Nach einiger Zeit (zwischen $^1/_4$ und 7 Stunden nach dem Tode) fängt die Leiche an steif zu werden. Man bezeichnet deshalb den Zustand des Absterbens der Muskeln als Totenstarre (rigor mortis) oder besser als Muskelstarre. Die Starre beginnt nach Nystens Gesetz (1817) an den Beiß-, Gesichts- und Nackenmuskeln, steigt dann in den Rumpf und die oberen Extremitäten und schießlich in die Beine hinunter. Es erfordert nun eine außerordentliche Kraft, um die Gelenke zu biegen. In diesem starren Zustande kann die Leiche bis zu mehreren Tagen verharren. Dann löst sich die Starre in derselben Ordnung, wie sie gekommen, d. h. von oben nach unten fortschreitend. Wie es bei den Kaltblütern längere Zeit bis zum Eintritt der Muskelstarre bedarf, so hält auch dieses Stadium länger an und auch die Lösung der Starre erfolgt langsamer. Da die Muskeln stets in der Stellung starr werden, in der sie sich im Augenblicke des Todes befanden, so ist die Vermutung, als wäre die Starre einer Kontraktion vergleichbar, von der Hand zu weisen; vielmehr handelt es sich nur um eine Erhärtung der Muskeln. Ebenso wie infolge der Sistierung des Blutumlaufes nach dem natürlichen Tode, stellt sich auch nach Absperrung der Blutzufuhr, sobald nach 4 bis 5 Stunden die Erregbarkeit des Muskels aufgehört hat (S. 365), die Starre ein. Auf den Eintritt der Starre hat nach L. Hermann das Nervensystem Einfluß, insofern die Starre später einsetzt an denjenigen Muskeln, deren Nerven zuvor durchtrennt worden sind.

Nach du Bois-Reymond's Fund reagieren totenstarre Muskeln (auch noch nach der Lösung der Starre) sauer, und zwar, wie man annimmt, infolge Bildung von Milchsäure, die sich nach Werther zumeist auf Kosten des Muskelglykogens bildet, das bei der Totenstarre schwindet, nach Boruttau besonders rasch im Herzmuskel; die Milchsäure setzt sich mit dem Kaliumphosphat des Muskels so um, daß sich milchsaures Kalium neben Monokaliumphosphat KH_2PO_4 (saures phosphorsaures Kalium) bildet, welch letzterem die saure Reaktion zu verdanken ist. Doch sind auch Fälle beobachtet (Böhm), wo die Starre ohne Glykogenverbrauch erfolgt ist, sodaß möglicherweise Glykogenverbrauch und Milchsäurebildung im Muskel von einander unabhängig sind. Hier würde sich die Milchsäure aus Eiweiß bilden, was man auch für den tätigen Muskel behauptet hat. Die Starre tritt um so rapider auf, je stärker die Muskeln vor dem Tode gearbeitet haben, so z. B. nach dem durch Vergiftung mit dem Alkaloid der Brechnuß (Strychnin) erzeugten Tetanus schon nach wenigen Minuten, beim gehetzten Wild nach $^1/_4$—1 Stunde. Damit hängt es wohl auch zusammen, daß der energisch tätige Herzmuskel am ehesten der Starre verfällt, nach R. F. Fuchs noch früher als die Beiß- und Kaumuskeln. Die Lösung der Starre erfolgt, wenn die Bildung von Säure eine gewisse Grösse erreicht hat (Entstehung von in Säure löslichem Acidalbuminat oder Syntonin [S. 14]); auch autolytische Vorgänge

(S. 303) können hieran beteiligt sein. Weiterhin schließt sich die Fäulnis an, bei der, unter Entwicklung von Ammoniak aus den Eiweißstoffen, die Reaktion in die alkalische umschlägt.

Auf dem Phänomen der Totenstarre und der weiteren Lösung derselben beruht die bekannte Erfahrung, daß frisch geschlachtetes Fleisch beim Kochen hart und zäh wird, während in solchem, das längere Zeit nach dem Schlachten noch gelegen hat, infolge reichlicher Säurebildung das Bindegewebe aufgelockert wird, daher das Fleisch auch weicher und mürber ist.

Brücke's (1842) Vermutung, es möchte, analog wie im Blute, irgend ein Bestandteil im Muskelprimitivbündel selbst gerinnen, ist durch Kühne (1859) experimentell bestätigt worden. Mit $^3/_4$proz. NaCl-Lösung ausgespritzte und in der Kälte ausgepreßte Froschmuskeln liefern einen klaren neutral reagierenden Saft, das „Muskelplasma“. Nach einigen Stunden geht bei Zimmertemperatur das Plasma in eine Gallerte über und zwar ungefähr in der nämlichen Zeit, wo andere Muskeln unter den gleichen Bedingungen totenstarr werden; zugleich schlägt die Reaktion nach und nach in die saure um. Die mittels Durchspülens mit $^3/_4$proz. NaCl-Lösung vom Blut befreiten und fein zerriebenen Muskeln des Warmblüters liefern nach v. Fürth beim Auspressen ein gelbrötliches Plasma; aus diesem kann man durch Zusatz von Ammonsulfat bis zu etwa 25proz. Lösung ein Globulin ausfällen, Kühne's Myosin, das in salzarmer Lösung die Tendenz zur spontanen Gerinnung zeigt und bei 52° koaguliert. Aus dem vom Myosin befreiten Plasma kann man durch Sättigen mit Ammonsulfat ein Albumin, Myogen, niederschlagen, das ebenfalls in seiner Lösung die Tendenz zur Spontangerinnung zeigt und bei 55°—65° koaguliert; Myogen finden sich etwa 4mal so reichlich als Myosin. Die Erstarrung ist ein Prozeß, vergleichbar der Blutgerinnung (S. 27), bei dem die im lebenden Muskel im löslichen Zustande enthaltenen Eiweißstoffe, Myosin und Myogen, wahrscheinlich unter dem Einfluß eines Enzyms (S. 132) analog dem Fibrinferment, in den geronnenen Zustand, Myosinfibrin und Myogenfibrin, übergehen. Während des Erstarrens wird nach Fick u. a. Wärme frei, teils infolge des Ueberganges der gelösten Eiweißstoffe in den festen Zustand, teils infolge von Verdichtung des Gewebes (postmortale Temperatursteigerung). Alle Einwirkungen, welche die Gerinnung der Muskeleiweiße beschleunigen, befördern auch den Eintritt der Starre. Gleichwie bei Temperaturen bei 40° C. der Muskel schnell in Starre verfällt, so gerinnt auch der ausgepreßte Muskelsaft, das Muskelplasma um 45° unter Säurebildung innerhalb weniger Minuten „Wärmestarre“.

Wirft man dagegen Muskeln auf einen Augenblick in siedendes Wasser, so werden sie hart und weiß, ohne ihre neutrale oder alkalische Reaktion einzubüßen. Das Gleiche ist der Fall bei der durch Mineralsäuren herbeigeführten Starre. In beiden Fällen werden durch diese Einwirkungen die Muskeleiweiße koaguliert („Hitze- bezw. Säurestarre“). Man spricht auch von „Wasserstarre,

Chloroformstarre“ etc. als den Zuständen, die sich einstellen, wenn man reines Wasser, Chloroform etc. in die Muskeln einspritzt.

Isolierte Reizung. Wird ein dünner, parallelfaseriger Muskel z. B. der Sartorius oder Gracilis des Frosches mittels nadelförmiger Elektroden an einer ganz beschränkten Stelle, also partiell durch Induktionströme gereizt, so sieht man nur die unmittelbar vom Reiz getroffenen Muskelfasern sich kontrahieren; alle übrigen Fasern, auf die der Reiz nicht eingewirkt hat, bleiben in Ruhe. Jede einzelne Muskelfaser bildet gewissermaßen einen abgeschlossenen Bezirk für sich, in dem die an einem Teil erregte Zusammenziehung sich über die ganze Faser verbreitet, dagegen findet eine Verbreitung der Quere nach auf die angrenzenden Fasern nicht statt. Dasselbe gilt auch für die Ausbreitung in der Längsrichtung, nie überschreitet eine Kontraktion eine Inscriptio tendinea (L. Hermann). Man bezeichnet diese Art der Erregung als isolierte Reizung; sie ist den quergestreiften Muskelfasern geradezu eigentümlich. Die bei partieller Reizung auftretende Kontraktion, die Verdickung, erstreckt sich nicht sofort über den ganzen Muskel, vielmehr sieht man, besonders schön unter dem Mikroskop, die Zusammenziehung von der gereizten Stelle beginnend auf davon entferntere weiter fortschreiten, es läuft eine „Kontraktionswelle“ vom Ort der Reizung nach beiden Seiten den Muskel entlang. Setzt man auf einen Muskel unweit des oberen und des unteren Endes je einen krückenartigen Hebel auf und bringt man am oberen Ende die Reizelektroden an, so werden, da die Kontraktionswelle zunächst den dem Reize näheren Hebel und dann erst den entfernteren Hebel emporhebt, die von beiden Hebeln am Myographion aufgeschriebenen Zuckungskurven (S. 350) eine gewisse Verschiebung gegen einander zeigen, aus der, da der horizontale Abstand beider Schreibspitzen gemessen werden kann, sich die Geschwindigkeit der Kontraktionswelle direkt berechnen läßt. Für den Froschmuskel fanden sie Bernstein und Steiner zu 3—4 m, für den Kaninchenmuskel bis zu 6 m in der Sekunde. Mit der Entfernung der Muskeln aus dem Körper, mit der Abkühlung und besonders mit der Ermüdung und mit dem Absterben des Muskels wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit verlangsamt: umgekehrt beträgt sie beim lebenden Menschen nach L. Hermann 10—13 m. In der Muskulatur des Herzens pflanzt sich nach Engelmann die Kontraktion mit der Geschwindigkeit von nur 0·1 m in der Sekunde fort.

Führt man zu dem einen Ende eines parallelfaserigen Muskels (z. B. Sartorius) die Anode (positive Elektrode), zum anderen die Kathode (negative Elektrode) eines konstanten Stromes, so läßt sich mit Hilfe zweier registrierender Fühlhebel, von denen der eine der Anode, der andere der Kathode zunächst aufsitzt, zeigen, daß bei Stromschluß die Erregung an der Kathode entstanden ist und sich von hier über den Muskel ausgebreitet hat, bei der Stromöffnung die Erregung von der Anode ausgegangen ist, „Gesetz der polaren Erregung durch den konstanten Strom“ (S. 342).

Eigentümlichkeiten der blassen (weißen) quergestreif-

ten Muskulatur. Bei manchen Tieren, insbesondere beim Kaninchen, erscheinen die meisten Muskeln regelmäßig blaß und nur einzelne rot; zu jenen gehören z. B. der Gastroknemius, zu diesen der Soleus. Die blassen Primitivfasern sind nach Ranvier durchschnittlich schmäler, ihre Querstreifung dichter, die Muskelkörperchen und das Sarkoplasma spärlicher als bei den roten. Nach Ranvier's Fund ist das Latenzstadium und die Zuckungsdauer (S. 350) der blassen Muskeln viel kürzer als die der roten, die nach Rollett in maximo 4mal so lang sein und bis zu einer Sekunde betragen kann, daher man auch die blassen Fasern als „flinke“, die roten als „träge“ bezeichnet. Ebenso ist die Erregbarkeit der blassen beträchtlich höher, dagegen ermüden sie leichter, büßen nach Grützner durch Absperrung der Blutzufuhr wie durch Vergiftung schneller ihre Reaktionsfähigkeit ein. Da ihre Erregbarkeit an sich eine größere ist als die der roten, so werden von einem gemeinsamen Nervenstamme aus innervierte rote und blasse Muskeln bei Reizung des Nerven mit schwachen Strömen nicht gleichzeitig sich kontrahieren, sondern zuerst die blassen, und daher wird zunächst ihre Wirkung in die Erscheinung treten. Schon Ritter (1805) hatte bei schwacher Reizung des Hüftnerven vom Frosch zunächst nur die Beuger sich kontrahieren sehen; nach Grützner kommen den Flexoren die physiologischen Eigenschaften der blassen, den Extensoren diejenigen der roten Muskeln zu. Endlich ist nach Kronecker und Grützner die Zukungshöhe und die absolute Kraft bei der Einzelzuckung der weißen Muskeln viel bedeutender als die der roten, dagegen ist die Höhe des Tetanus und die Arbeitsleistung im Tetanus bei den roten ceteris paribus 2—4mal so groß als bei den weißen. Nach Gleiß bilden die roten weniger Säure bei der Arbeit, sind ärmer an Glykogen und Myosin und entwickeln auch weniger Wärme bei der Tätigkeit. Endlich verfallen rote Muskeln später der Starre als weiße.

Die rote Farbe ist aber nur in einzelnen Fällen Begleiterscheinung der physiologischen Verschiedenheit. Bei Mensch und Hund sind alle Muskeln rot, und doch enthalten sie flinke und träge Fasern; wie sich denn überhaupt flinke und träge Fasern nach Grützner fast in jedem Muskel der verschiedensten Säuger neben einander finden.

Glatte Muskelfasern. Wo glatte Muskelfasern in einer kontinuierlichen Schicht sich vorfinden, wie am Darm und am Ureter, sieht man die an einer beschränkten Stelle erregte Zusammenziehung sich wellenförmig, „peristaltisch“ auf die benachbarten Faserzellen ausbreiten und allmählich über die ganze Muskelschicht sich fortpflanzen. Hiermit scheint ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Muskelarten gegeben zu sein. Diese successive Fortpflanzung der Zusammenziehung glatter Muskelfasern erfolgt in Vergleichung mit den quergestreiften sehr langsam, nach Engelmann nur mit einer Geschwindigkeit von etwa 25 mm in der Sekunde, und dementsprechend ist es auch möglich den zeitlichen Verlauf dieser Bewegung mit bloßem Auge aufzufassen. Bringt

man auf eine solche Ausbreitung glatter Faserzellen einen momentanen Reiz an z. B. einen starken Oeffnungsinduktionschlag, so fällt zunächst auf, daß eine wahrnehmbare Zeit verfließt, ehe die Zusammenziehung beginnt, daß diese ganz allmählich ihr Maximum erreicht und ebenso allmählich wieder nachläßt, um die Muskelfasern zu ihrer natürlichen Form zurückkehren zu lassen. Nach Untersuchungen von Sertoli am (ausgeschnittenen) M. retractor penis von Pferd, Hund und Esel kann die Dauer der einzelnen Kontraktion 90—120 Sekunden, das Latenzstadium $^4/_5$ Sekunde, die mittlere Dauer der Verkürzung 15—20 Sekunden betragen; es läuft also jedes einzelne Stadium des Kontraktionsvorganges beim glatten Muskel bis zu 100 mal so langsam ab als beim quergestreiften (S. 350). Abkühlung verzögert, Erwärmung beschleunigt nach P. Schultz den Ablauf der Kontraktion. Damit steht es im Einklang, daß glatte Muskeln im Körper des Warmblüters (M. retractor membranae nictitantis bei der Katze) nach Lewandowsky nur eine Kontraktionsdauer von 5—15 Sekunden bei einem Latenzstadium von 0·4 Sekunden zeigen. Demnach besteht bezüglich des Ablaufes der Zusammenziehung zwischen beiden Faserarten nur ein gradueller Unterschied. Sehr bemerkenswert ist nach Sertoli die Erregbarkeitsdauer des M. retractor penis; auch nach Entfernung aus dem Tierkörper konnte er noch nach 5—7 Tagen auf Reizung zur Zusammenziehung gebracht werden.

Im allgemeinen sind die quergestreiften Muskelfasern (die des Herzens ausgenommen) willkürlich beweglich d. h. sie können durch den Willen zur Zusammenziehung gebracht werden, während die glatten Muskelfasern dem Willen nicht unterworfen und meist durch örtliche Reize, so in den Blutgefäßen, dem Ureter, dem Darm etc. durch den Druck oder Reiz des darin befindlichen Inhaltes, in der Haut (S. 262) und im Skrotum durch thermische Einflüsse erregungsfähig sind, und zwar wirken niedere Temperaturen kontrahierend, hohe erschlaffend. Die Verkürzungsgröße der glatten Faserzellen beträgt nach Beobachtungen an den Ringmuskeln des Darms und der Blutgefäße bis zu $^4/_5$ ihrer Länge, nach neueren Untersuchungen von P. Schultz am Froschmagen im Tetanus nur 59 pCt. ihrer Länge. Als absolutes Maß der Kraft ist für die Muskulatur des Froschmagens von J. Schultz etwa 1000 g gefunden worden. Auch bei den glatten Muskeln fand Engelmann auf Reizung mit dem konstanten Strom das „Gesetz der polaren Erregbarkeit“ bestätigt: bei Stromschluß Erregung an der negativen Elektrode (Kathoden-Schließungzuckung), bei Oeffnung Erregung an der positiven Elektrode (Anoden-Oeffnungzuckung [vergl. S. 342, 369]). Ihre chemische Zusammensetzung ist nach I. Munk und Velichi der der quergestreiften Muskeln (S. 360) sehr ähnlich und zwar finden sich darin zwei spontan gerinnbare Eiweißkörper: ein (bei 57^0 koagulierendes) Globulin, ähnlich dem Myosin, und in noch reichlicherer Menge ein (bei 47^0 koagulierendes) Albumin, ähnlich dem Myogen, ferner ein Nukleoproteïd (S. 14), dies 5 mal reichlicher als in den quergestreiften, entsprechend der stärkeren Ausbildung der Zellkerne, end-

lich Glykogen, Milchsäure, Kreatin u. a. Auch die glatten Muskeln liefern ein spontan gerinnbares Muskelplasma; damit im Einklang steht, daß auch diese Muskeln der Starre verfallen können. Ihre Reaktion hat man auch nach wiederholter Verkürzung gegen Lackmus neutral oder alkalisch gefunden (nur der fast dauernd kontrahierte Schneckenschließmuskel reagiert nach Bernstein sauer). Die Wärmebildung bei der Tätigkeit ist nach Danilewsky minimal. Bei Erwärmung auf 47° und darüber sterben die Fasern ab (Koagulation der Eiweißkörper).

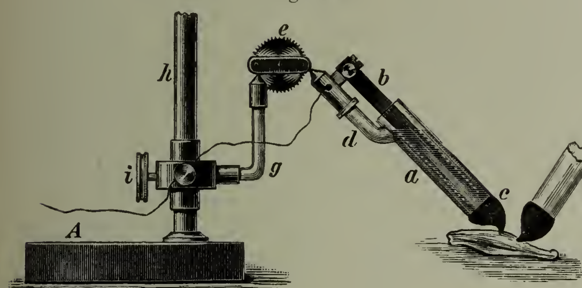
Elektrische Erscheinungen am Muskel. Schon vor Ausgang des 18. Jahrhunderts hat man den tierischen Teilen, insbesondere den Muskeln und Nerven Elektrizitätsentwickelung zugeschrieben und auf letztere zum Teil den Vorgang der Nervenerregung zurückgeführt. Hierüber ist zwischen Galvani und Volta ein heftiger Streit entbrannt (1791). Volta, der die tierische Elektrizität auf die Ungleichartigkeit der beiden, den feuchten tierischen Teil (Leiter) berührenden Metalle und dadurch bedingte Herstellung einer galvanischen Kette zurückführte, blieb Sieger. Auch die scharfsinnigen Einwände und Versuche von Alex. v. Humboldt (1797) vermochten jene Anschauung nicht zu verdrängen. Erst den Versuchen von Matteucci (1840) und vollends den 1842 begonnenen umfassenden, durch eine klassische Methodik ausgezeichneten Untersuchungen von E. du Bois-Reymond verdanken wir die eingehende Kenntnis der Erscheinungen und ihrer Gesetzmäßigkeit.

Legt man an einen von elektrischen Strömen durchflossenen Leiter oder an einen Körper, in dessen Innerem elektromotorische Kräfte vorhanden sind, einen gekrümmten Draht an, so kann sich ein Teil der Ströme, die im Leiter oder im elektromotorischen Körper vorhanden sind, durch diesen Draht ergießen. Es wird gleichsam ein Teil der elektrischen Strömung aus dem Körper abgeleitet und kann nun mittelst einer in diesen Stromzweig eingeschalteten Magnetnadel auf seine Größe und seine Richtung untersucht werden. Die Stärke und Richtung des so abgeleiteten Stromzweiges hängt nur ab vom Unterschiede der elektrischen Spannungen an den berührten Punkten, „Fußpunkten des ableitenden Bogens“, und vom Widerstande des Bogens selbst. Geht man mit dem ableitenden Bogen die Oberfläche des zu untersuchenden Objektes entlang, so kann man die Anordnung der elektrischen Spannungen an den einzelnen Punkten der Oberfläche bestimmen. Allein die Größe dieser elektrischen Spannungen an der Oberfläche ist ja nicht zu verwechseln mit der (viel größeren) Stärke der im Inneren vorhandenen elektrischen Ströme. Was also als „elektromotorische Kraft“ gemessen wird, ist nur die Differenz der elektrischen Spannungen an den Fußpunkten des ableitenden Bogens.

Metallische Drähte sind niemals so gleichartig, daß nicht bei Berührung mit Flüssigkeiten bzw. mit feuchten tierischen Teilen an den Berührungsstellen selbst Elektrizität entwickelt würde; abgesehen davon entstehen beim Durchgang eines Stromes an den Berührungspunkten der Drähte mit den feuchten Leitern Polarisationströme. Deshalb sind metallische Drähte als ableitende Bögen tierischer Teile zu verwerfen. Dagegen ist amalgamiertes Zink, in konzentrierte Zinkvitriollösung getaucht, gleichartig und unpolarisierbar. E. du Bois-Reymond's unpolarisierbare Elektroden (Fig. 64) bestehen aus einer

an einem Stative A h verschiebbaren plattgedrückten Glasröhre d a, die unten durch einen Stopfen c von (mit $^{3}/_{4}$ proz. Kochsalzlösung angerührtem) Ton geschlossen ist. In dem mit konzentrierter Zinkvitriollösung gefüllten Glasrohr a steckt ein amalgamierter Zinkblechstreifen b. Den hervoragenden Teil des Tonstopfens formt man zu einer Spitze, die den zu untersuchenden Leiter möglichst punktförmig berühren soll. In der Figur sieht man noch einen zweiten gleichen Apparat (abgebrochen); beide Tonspitzen leiten den Strom ab.

Fig. 64.

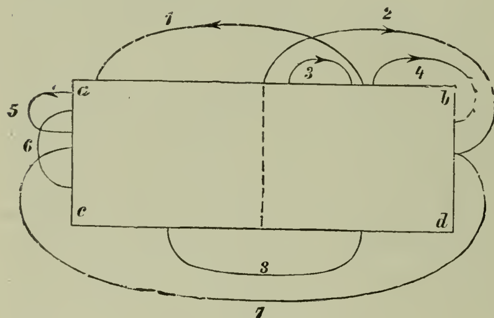


Unpolarisierbare Elektroden.

Strom des ruhenden Muskels. Zum einfacheren Verständnis der elektrischen Erscheinungen am Muskel empfiehlt es sich, von einem regelmäßigen parallelfaserigen Muskel auszugehen. Einen solchen Muskel kann man als einen Zylinder betrachten, dessen gesamte Oberfläche oder Mantel den natürlichen Längsschnitt, und dessen an die Sehnen anstoßenden Grundflächen die natürlichen Querschnitte vorstellen. Schneidet man aus diesem durch zwei senkrecht auf die Faserrichtung geführte Schnitte ein Stück aus, so erhält man ein sog. regelmäßiges Muskelprisma, an dem man nun den Mantel als Längsschnitt, die Schnittflächen senkrecht zur Axe des Zylinders als künstliche Querschnitte bezeichnet. Unter Aequator versteht man einen Kreis, der von beiden Endflächen des Prismas gleich weit entfernt ist. Symmetrische Punkte sind solche, die gleich weit vom Aequator entfernt liegen. du Bois-Reymond hat nun als Hauptgesetz gefunden, daß alle Teile des künstlichen Querschnittes sich stark negativ verhalten gegen alle Teile des natürlichen (oder künstlichen) Längsschnittes. Schaltet man das prismatische Muskelstück in einen Kreis ein, in dem sich eine Magnetnadel befindet, so zeigt diese einen Strom an, der vom Längsschnitt zum Querschnitt, also im Muskel selbst vom Querschnitt zum Längsschnitt geht. Allein die elektrischen Spannungen über dem Längsschnitt sind nicht allenthalben gleichmäßig; die höchste positive Spannung besteht am Aequator und fällt von da gegen die Enden des Längsschnittes regelmäßig und allmählich ab. Daher verhält sich von den verschiedenen Punkten des Längsschnittes jeder dem Aequator nähere Punkt positiv gegen jeden entfernteren: Ableitung von jedem dem Aequator näheren zu jedem davon entfernteren Punkt, also von „unsymmetrischen Punkten“ des Längsschnittes gibt jedesmal einen (im ableitenden Bogen) vom ersteren zum letzteren gerichteten Strom. Die beiden Enden der Zylinderaxe heißen

Pole; an den Polen herrscht die stärkste negative Spannung und fällt von da nach den Enden des Querschnittes regelmäßig ab; man erhält nach dem Obigen im ableitenden Bogen Ströme, welche vom Aequator zum Pol gehen, und ferner Ströme von Punkten des Querschnittes, die von den Polen entfernter sind, zu näheren. Ist der ableitende Bogen dem Muskel angelegt derart, daß die Magnetnadel einen Strom anzeigt, so bezeichnet man dies als wirksame Anordnung, und zwar ist die Anordnung stark wirksam, wenn die beiden Enden des ableitenden Bogens auf Längs- und Querschnitt aufruhen, schwach wirksam, wenn sie auf unsymmetrische Punkte nur einer Flächenbegrenzung, also Längsschnitt oder Querschnitt allein, aufgesetzt werden. Die elektromotorische Kraft der stark wirksamen Anordnung beträgt im ableitenden Bogen, der ja nur einen schwachen Zweigstrom des viel stärkeren „inneren Stromes" im Muskel enthält (S. 372), in maximo über 0·08 Volt. Leitet man zwei symmetrische Punkte des Längs- oder Querschnittes ab, so zeigt die Magnetnadel keinen Strom an, die Anordnung ist „unwirksam".

Fig. 65.



Ströme des Muskelprismas.

In Fig. 65 stellt das Rechteck a b c d einen Schnitt durch das Muskelprisma vor, a b und c d sind die Durchschnitte durch den Längsschnitt, a c und b d die Durchschnitte durch den Querschnitt; die gekrümmten Linien darüber sollen die zur Magnetnadel geführten ableitenden Bögen und die darin gezeichneten Pfeile die Richtung der im ableitenden Bogen kreisenden Ströme andeuten. Nur die Bögen 6, 7, 8 entsprechen, da sie symmetrische Punkte berühren, unwirksamen Anordnungen.

Jedem, auch dem kleinsten Muskelteilchen kommt der Muskelstrom zu. Bemerkenswert ist es, daß diese Ströme um so stärker, ihre elektromotorische Kraft um so größer wird, je dicker und je länger der Muskel ist. Die Muskeln sämtlicher Tiere, soweit sie untersucht sind, zeigen den Muskelstrom. Glatte Muskelfasern besitzen den Strom nur in sehr geringer Stärke.

Außer der Wirkung auf die Magnetnadel ist der Muskelstrom noch vieler anderen, so auch einer chemischen Wirkung fähig, indem er wie der galvanische Strom elektrolytisch wirkt, so z. B. aus in seinen Kreis eingeschalteter Jodkaliumlösung am positiven Pole das Jod frei macht und daher farblosen Jodkaliumstärkekleister bläut.

Beim Allgemeinen Gesetz der Nervenerregung werden wir die einfachste, den ruhenden Muskelstrom beweisende Versuchsanordnung kennen lernen, Galvani's Zuckung ohne Metalle.

Im weiteren Verfolg hat sich indessen durch sorgfältige Untersuchungen, unter denen besonders die von L. Hermann, E. Hering

und Engelmann zu nennen sind, herausgestellt, daß bei möglichster Ausschließung aller Schädigungen (durch Schnitt, Zerrung, Dehnung, Aetzung) kaum irgend nennenswerte elektrische Spannungsunterschiede, „Potentialdifferenzen", an der Oberfläche ruhender Muskeln vorhanden sind. Auch das unversehrte Herz ist im Ruhezustande (Diastole) stromlos. Bei einer Verletzung (Durchschneidung, Aetzung) beginnt aber an der verletzten Stelle sofort ein Zersetzungsprozeß, der allmählich längs der Fasern fortkriecht und schließlich zum Tode des ganzen Muskelelements führt. So lange nun dieser Prozeß in der lebenden Faser fortschreitet, findet eine Elektrizitätsentwickelung statt im Sinne eines innerhalb der Faser in der Richtung des fortschreitenden Absterbens verlaufenden Stromes; dies ist der jetzt als „Demarkationstrom" bezeichnete ruhende Muskelstrom von du Bois-Reymond. Die völlig abgestorbene Faser und der völlig abgestorbene Muskel ist stromlos. Diese Auffassung der Ursache der Stromentwickelung heißt die Alterationstheorie. Danach sind also nicht schon innerhalb der Muskelfasern im völlig unversehrten Zustande und während der Ruhe elektrische Kräfte wirksam, sondern erst beim Absterben nach partieller Verletzung.

Elektrische Wirksamkeit des tätigen Muskels. Die Erregung übt nach du Bois' Entdeckung einen höchst bemerkenswerten Einfluß auf die (infolge partieller Verletzung schon vorhandene) elektromotorische Kraft des Muskels. Wird ein Muskel, der passend abgeleitet an der Magnetnadel einen Ruhestrom (Demarkationstrom) anzeigt, mit Induktionschlägen vom Nerven aus tetanisiert, so sieht man die Ablenkung der Nadel kleiner werden. Es findet eine Abnahme in den Spannungsdifferenzen der Oberflächen des Muskels während des Tetanus statt. Man bezeichnet diese Abnahme des Stromes, die der rückläufige Ausschlag der Magnetnadel anzeigt, als die negative Schwankung des Muskelstromes. Mit besonders empfindlichen Magneten läßt sie sich auch bei der Einzelzuckung nachweisen. Sie zeigt sich regelmäßig bei der Muskeltätigkeit, gleichviel durch welche Reize dieselbe hervorgerufen wird; ja sie zeigt sich sogar, wenn, wie bei der isometrischen Anordnung (S. 354), der Muskel sich nicht verkürzen kann. Die negative Schwankung fällt steil ab, erreicht fast den Wert Null und kehrt langsamer wieder zur Ausgangsgröße (dem Ruhestrom) zurück. Auch wenn, wie im völlig unversehrten Zustande, während der Ruhe eine elektrische Wirksamkeit nicht besteht, tritt eine solche bei der Erregung ein, „Aktionstrom". Bei der Erregung wird nämlich der Muskelinhalt elektromotorisch wirksam im Sinne eines in der Faser von der erregten zur ruhenden Substanz verlaufenden Stromes. Der Aktionstrom oder die negative Schwankung fällt nach den Untersuchungen von Bernstein, Engelmann u. A. größtenteils ins Latenzstadium: der „Kontraktionswelle" (S. 369) geht die „Negativitätswelle" voran. Einen solchen Aktionstrom zeigt auch das systolische Herz.

Reizt man einen stromlosen Muskel mit einem Einzelreiz, so

erhält man bei geeigneter Ableitung eine doppelsinnige Schwankung. Indem die Erregung in dem Muskel fortschreitet und zur ersten ableitenden Elektrode (a) gelangt, wird diese Stelle negativ gegen die noch unerregte, positive an der zweiten ableitenden Elektrode (b). Man erhält also einen Strom, der im Muskel von a nach b und im ableitenden Bogen von b nach a geht, „erste Phase". Die Erregung erreicht dann die Stelle b, diese wird jetzt negativ, während a, wo die Erregung vorüber ist, zugleich positiv geworden ist. Es geht nunmehr ein Strom, entgegengesetzt wie vorher, im Muskel von b nach a und im ableitenden Bogen von a nach b, „zweite Phase". Die zweite Phase ist wegen der Abnahme der Erregungswelle bei der Leitung (im ausgeschnittenen Muskel) schwächer als die erste. Liegt die zweite Elektrode an einem künstlichen Querschnitt, also an einem abgestorbenen Teil, so kann die Erregung hier nicht mehr hingelangen. Die zweite Phase des Aktionstromes fällt fort, der Strom wird einsinnig und stellt die „negative Schwankung" des vorhandenen Ruhestromes dar. Indem nämlich dann die Erregung zur ersten dem (positiven) Längsschnitt anliegenden Elektrode a anlangt, wird diese Stelle negativ, wie die am (negativen) Querschnitt anliegende Elektrode b; damit verschwindet die Potentialdifferenz zwischen a und b, die Ursache des Ruhestromes. Der doppelsinnige Aktionstrom läßt sich mit dem Magneten (Galvanometer) nicht nachweisen, weil dieser viel zu träge ist. Hierzu sind besondere Verfahren (Rheotom, Kapillarelektrometer) nötig.

Einzelzuckungen indirekt (vom Nerven aus) gereizter parallelfaseriger Muskeln geben von der in der Mitte gelegenen Eintrittstelle des Nerven gegen die Muskelenden hin gerichtete, „atterminale" Aktionströme als erste, entgegengesetzt gerichtete, „abterminale" Aktionströme (L. Hermann) als zweite Phase.

Reizt man ein durch Abschneiden des Venensinus vom Vorhof zum Stillstand gebrachtes Froschherz mittels eines Einzelreizes an der Basis und leitet von dieser wie von der Spitze ab, so erhält man ebenfalls einen doppelsinnigen Aktionstrom; die erste Phase geht im ableitenden Bogen von der Spitze zur Kammerbasis, die zweite in entgegengesetzter Richtung.

Die negative Schwankung im Tetanus stellt sich am Galvanometer als eine gleichmäßig verlaufende anhaltende Abnahme des Ruhestromes dar. Es ist aber wahrscheinlich, daß, wie bei der Einzelzuckung, so auch hier jedem Reiz eine negative Schwankung entspricht, sodaß auch die negative Schwankung die Diskontinuität der inneren Vorgänge, worauf ja schon andere Umstände (S. 357) hinweisen, zeigen muß. Am Galvanometer kann dies deswegen nicht zum Ausdruck kommen, weil der Muskelstrom fortwährend und so schnell auf- und abschwankt, daß die Magnetnadel, zu träge diesen schnellen Schwankungen zu folgen, nur die Resultante aus allen diesen Stromschwankungen anzeigt. Den Beweis liefert aber der „sekundäre Tetanus", der erst beim Allgemeinen Gesetz der elektrischen Erregung der Nerven besprochen werden kann. Auch mit Hülfe des Rheotom-Verfahrens und mittels des Kapillarelektrometers läßt sich die Tatsache erweisen. Ebenso läßt sich mit dem gegen Stromschwankungen äußerst empfindlichen Telephon die Diskontinuität der elektrischen Vorgänge

beim Tetanus demonstrieren: schaltet man in den ableitenden Bogen des Muskelstroms ein Telephon ein, so hört man beim Tetanisieren einen der Reizfrequenz entsprechenden Ton.

Spezielle Muskelphysiologie oder die Lehre von der Verwendung der Muskeln im Körper.

Vermöge der ihnen innewohnenden Verkürzungsfähigkeit, die auf Reize in Erscheinung tritt, sind die Muskeln befähigt, Form- oder Lageveränderungen sowohl einzelner Teile des Körpers gegen einander als des Gesamtkörpers überhaupt herbeizuführen. Man teilt die Muskeln ihrer Form nach in solide und in Hohlmuskeln ein. Diese finden sich in viel geringerer Menge als jene und umgeben meist die Höhlen der schlauchförmigen Organe, so Darmkanal, Ureter, Harnblase, Blutgefäße, oder sie bilden für sich das Hohlorgan, so im Uterus. Alle diese genannten bestehen aus glatten Muskelfasern (S. 336); es erfolgen daher die Bewegungen in jenen Organen verhältnismäßig langsam und peristaltisch (S. 370). Durch die successive Verkürzung dieser Fasern wird der Inhalt des Darmkanals in der Richtung von der Eingangs- (Mund) zur Ausgangsöffnung (After) fortgeführt, der in den Nieren bereitete Harn in die Blase geleitet und von dieser nach außen gepreßt, in den kleinen Arterien durch Verengung ihrer Lichtung das Blut kapillarwärts getrieben, endlich der etwaige Inhalt des Uterus ausgestoßen. An einzelnen Stellen sind um die Ausgangsöffnung eines Hohlorgans Kreisfasern in größerer Menge angehäuft, so an der Kardia, dem Pylorus, der Urethralöffnung der Blase u. a. Sind diese kontrahiert, so verwehren sie dem Inhalt den Austritt, sie fungieren daher als Schließmuskeln oder Sphinkteren. Man bezeichnet alle diese aus glatten Faserzellen bestehenden Muskeln, weil auf sie der Wille keinen oder nur einen sehr beschränkten Einfluß übt, als unwillkürliche Muskeln. Zu ihnen gehört auch ein aus eigenartigen quergestreiften Fasern zusammengesetzter Hohlmuskel, das Herz (S. 32).

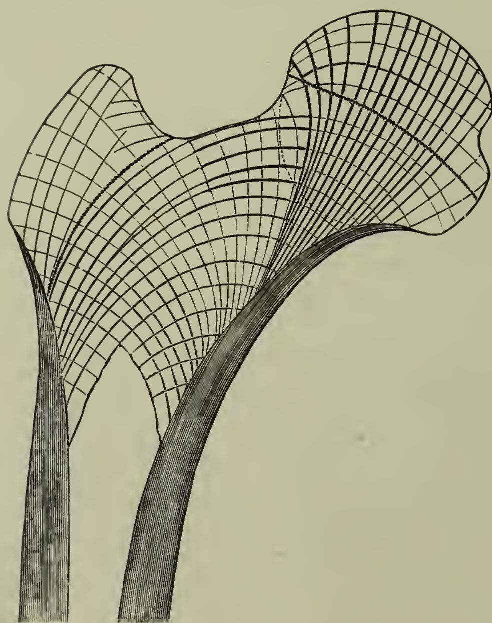
Alle übrigen quergestreiften Muskeln, die der Form nach zugleich sämtlich zur Klasse der soliden gehören, werden vom Willen bestimmt; man bezeichnet sie deshalb auch als willkürliche Muskeln. Sie vermitteln die Ortsbewegungen, die Sprache und die Atembewegungen. Als eine seltene Abart der soliden Muskeln seien die Ringmuskeln vorweg genommen; diese umgeben gewisse Leibesöffnungen und haben entweder gar keinen Zusammenhang mit den Knochen, sodaß sie bei ihrer Zusammenziehung die aus Weichteilen gebildete Oeffnung verengern, wie der Sphincter oris die Mundspalte, oder sie sind an zwei diametral gegenüberliegenden Knochenpunkten befestigt, sodaß sie bei ihrer Zusammenziehung den durch sie gebildeten rundlichen Spalt zu einem elliptischen machen, so der Orbicularis oculi, oder sie haben, wie der Sphincter ani ext., nur einen einzigen Ausgangspunkt am Skelett (Steißbeinspitze), zu dem sie auch zurückkehren. Alle übrigen Muskeln kann man in drei

Gruppen bringen: in lange Muskeln mit vorwiegender Ausdehnung in der Längsrichtung (wie die großen Strecker und Beuger), in breite Muskeln mit Flächenausdehnung in der Länge und Breite (Bauchmuskeln, Pectorales, Trapezius, Latissimus dorsi) oder fast nur in die Breite und daher platt, membranartig (Zwerchfell, Platysma, Sartorius), endlich in kurze und dicke Muskeln (wie die der Hohlhand und Fußsohle). Da diese Muskeln in der Regel zwischen zwei Knochen ausgespannt sind, so werden sie bei ihrer Verkürzung beide Knochen gegen einander bewegen oder, wenn einer von beiden festgestellt ist, den beweglichen gegen den anderen heranbringen. Nun sind aber die Knochen gegen einander vermöge der Gelenke beweglich; es hat also die Lehre von den Skelettbewegungen mit der Mechanik der Gelenke zu beginnen.

Mechanik der Gelenke und des Skeletts.

Die Knochen in ihrer Zusammengehörigkeit, das sog. Knochengerüst, bilden die Stütze des Körpers. Sie sind unbiegsame Gebilde, die bei relativ geringem Gewicht möglichst große Festigkeit besitzen. Dies ist dadurch erreicht, daß, von der festen Schale, der sog. Compacta, abgesehen, die Binnenmasse der Knochen aus schwammiger Substanz, der sog. Spongiosa, besteht und ferner die langen oder Röhrenknochen innen mit dem fettreichen und deshalb leichten Knochenmark erfüllt oder, wie bei den Vögeln, hohl sind. Letzterer Umstand tut der Festigkeit der Knochen keinen wesentlichen Abbruch, da ja ein hohler Stab, wofern nur seine Wand eine gewisse Dicke besitzt, an Tragfähigkeit einem durch und durch soliden Stabe nur wenig nachsteht. Dazu kommt, daß nach der Entdeckung des Mathematikers Culman und den anschließenden umfassenden Untersuchungen J. Wolff's die Bälkchen und Blättchen der Spongiosa eine regelmäßige, für jeden Skelettteil besonders ausgebildete Architektur zeigen,

Fig. 66.



Architektur der Spongiosa des Oberschenkels nach J. Wolff.

ausnehmend deutlich der Oberschenkel. Auf einem Sagittalschnitt durch die Oberschenkelepiphyse (Fig. 66) sieht man die Bälkchen von der Grenze der kompakten Substanz diesseits spitz- und schwibbogenförmig zur Grenze jenseits ziehen und kleine viereckige Räume einschließen, sodaß ihr Bau dem Gitterwerk einer eisernen Brücke am ehesten vergleichbar ist. Die Bälkchen sind in Kurven angeordnet, die zu einander senkrecht stehen, entsprechend der Richtung des größten Druckes und der größten Zugspannung, welche die Körperlast ausübt. Die Natur hat, wie Wolff treffend sagt, den Knochen aufgebaut, wie der Ingenieur seine Brücke, nämlich so, daß mit einem Minimum von Materialaufwand die zweckmäßigste Form und größte Festigkeit erreicht wird. Aendert sich die Beanspruchung des Knochens, wie bei Gelenksteifigkeit, so findet eine Umbildung und Aenderung des Bälkchensystems statt zum Zweck der Anpassung an die nunmehr stattfindenden Belastungsverhältnisse.

Die Lehre von den Gelenken ist durch die Untersuchungen der Brüder Wilhelm und Eduard Weber, H. Meyer, Henke, A. Fick u. A. sehr wesentlich gefördert und auf mathematisch-mechanische Grundlagen zurückgeführt worden.

Die Knochen des Körpers sind entweder vollkommen unbeweglich mit einander verbunden, wie die Schädelknochen durch die Naht oder die Zahnwurzeln mit den Zahnhöhlen durch Einkeilung (Gomphosis). Oder sie können sich gegen einander bewegen. Je nach dem Grade der Beweglichkeit unterscheidet man Synarthrosen, wo die Bewegung eine beschränkte ist, und Diarthrosen oder eigentliche Gelenke, wo ein ausgebildeter Bewegungsmechanismus vorhanden ist. Bei der Synarthrose im engeren Sinne sind die Knochen dicht aneinander gelagert und durch Bandmassen reichlich verbunden.

Zu den Synarthrosen im weiteren Sinne gehört auch die Verbindung durch lange Bänder, „Syndesmosen", wie zwischen Schildknorpelhörnern und Zungenbein, wie am eigentlichen Skelett das Lig. stylo-maxillare. Eine andere Form bildet die Verbindung des Brustbeins mit den unteren Rippen durch lange Knorpelstreifen. Ferner kann man hierzu rechnen die Verbindung der Knochen durch Knorpelstücke oder Scheiben. Je nach der Beschaffenheit der Knorpel nennt man sie dann Synchondrosen (hyaliner Knorpel) oder Symphysen (Faserknorpel). Solcher Gestalt sind die Verbindungen zwischen beiden Beckenbeinen, zwischen den Beckenbeinen und dem Kreuzbein (Synchondrosis sacro-iliaca) und die zwischen den einzelnen Wirbelkörpern. Diese Synchondrosen haben den Vorteil, daß sie sehr elastisch und deshalb außerordentlich widerstandsfähig sind; werden so verbundene Knochen durch von außen einwirkende Gewalten von einander entfernt oder fest auf einander gedrückt, so federn sie dann vermöge der Elastizität der Faserknorpel wieder in die ursprüngliche Lage zurück. Es liegt auf der Hand, daß, je höher resp. dicker der Knorpel, um so größer die Beweglichkeit sein wird. Ist auch die Beweglichkeit je zweier mit einander so verbundener Wirbelknochen, wenn auch allseitig, doch nur gering, so erhält doch die Wirbelsäule durch Summierung der Bewegungen ihrer einzelnen Teile einen hohen Grad von Biegsamkeit, die besonders beim Menschen, Affen und den Katzentieren ausgesprochen in die Erscheinung tritt.

Gelenke, Diarthrosen. Die frei bewegliche Verbindung der Knochen wird durch die Gelenke vermittelt. Die Form der Gelenkverbindung variiert mannigfach; durch sie ist im allgemeinen schon die Richtung, in der Bewegungen erfolgen können, bestimmt. An den einander zugekehrten Gelenkflächen sind die Knochen zur Verminderung der Reibungswiderstände mit einem glatten Ueberzuge von hyalinem Knorpel, dem Gelenkknorpel, versehen. Im allgemeinen sind die Gelenkflächen Rotationsflächen, vollständig auf einander gepaßt, kongruent, sodaß eine genaue Berührung beider ermöglicht ist, die zudem durch noch zu erwähnende Haftmechanismen (S. 383) gesichert wird. So verschieden auch die Form der einzelnen Gelenkflächen ist, so lassen sie sich doch in sechs Typen bringen, zwischen denen sich noch hier und da Uebergangsformen finden: Kugelgelenk, Eigelenk, Sattelgelenk, Charniergelenk, Dreh- oder Radgelenk, straffes Gelenk.

Unter Kugelgelenken oder Arthrodien versteht man Gelenke, welche um 3 gegeneinander senkrechte Axen eine Bewegung gestatten. Sie kommen dadurch zustande, daß das Segment einer Vollkugel, der sog. Gelenkkopf, dem Segmente einer Hohlkugel aufruht und von diesem mehr oder weniger umschlossen wird. Denkt man sich vom Mittelpunkte der Kugel eine Gerade gezogen, welche die Axe des zu bewegenden Knochens darstellt, so kann diese Axe nicht nur den Mantel eines Kegels beschreiben, sondern auch sich um sich selbst drehen, „Rotation“. Die Gestalt und Größe der Basis dieses Kegels hängt einmal von der Größe der umschlossenen Gelenkfläche ab derart, daß sie um so größer ist, je flacher und kleiner das Hohlkugelsegment im Verhältnis zum Kopf ist, sodann von den etwaigen Hemmungsvorrichtungen des Gelenks. Solch eine Arthrodie bildet das Gelenk zwischen Schulterblatt und Oberarm. Vertieft sich die ausgehöhlte Gelenkfläche zur Pfanne, wie in dem Gelenk zwischen Becken und Oberschenkel, so spricht man von einem Nußgelenk. Aehnlich verhält es sich mit dem sog. Eigelenk: das Kahn-, Mond- und Dreieckbein der Handwurzel bilden einen knöchernen gegliederten Meniscus, der mit der konkaven schwach hohlkegelförmigen, unteren Gelenkfläche des Radius nahezu eine Arthrodie bildet; daher die Hand als Ganzes dorsal und volar flektiert, ad- und abduziert, sowie rotiert werden kann.

Während bei der Arthrodie die Flächen genau aufeinander passen, ist bei Abarten, deren Flächen nicht kugelförmig, sondern ellipsoïd sind, eine genaue Uebereinstimmung der Gelenkflächen nicht vorhanden, es besteht ungleichmäßige Beweglichkeit, die größer ist um die kürzere als um die lange Axe des Ellipsoïds. Ein ähnlich unvollkommener Mechanismus ist die von Fick als „Sattelgelenk“ bezeichnete Gelenkverbindung zwischen Os multangulum majus der Handwurzel und dem Os metacarpi primum beim Menschen; das hintere Ende des letzteren ist vom Radial- zum Ulnarrand konvex, von der Rücken- zur Hohlhandfläche konkav

gekrümmt, die entsprechende Gelenkfläche des Os multangulum majus hat die entgegengesetzten Krümmungen, somit kann Bewegung um zwei Axen stattfinden: Beugung bezw. Streckung und Seitwärtsbewegung (Ab- und Adduktion des Daumens), nach René du Bois-Reymond auch beschränkte Rotation.

Ein Charniergelenk (Ginglymus), besser Walzengelenk, unterscheidet sich von der Arthrodie dadurch, daß es nur in einer einzigen Ebene Bewegung gestattet. Es findet sich hier ein Vollzylinder (Walze) oder meist nur eine „Leitfurche“ und ein mehr oder weniger großes Segment eines Hohlzylinders, das auf den Vollzylinder oder in die Leitfurche paßt. In letzterem Falle gleicht das Gelenk der Flächenform nach einem Sattelgelenk; das „Walzengelenk mit Leitfurche“ stellt aber dennoch einen ganzen anderen Typus dar, weil die stets hier vorhandenen Seitenbänder nur eine zwangläufige Drehung um die Axe des Vollzylinders gestatten. Solcher Gestalt sind die Gelenke zwischen der Ulna und der Trochlea des Oberarms (resp. zwischen Armbein und Vorderarm), ferner die Gelenke zwischen den Phalangen und das Kiefergelenk der Raubtiere. Vom einfachen Charniergelenk weicht das Sprunggelenk, das Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus, und das Ellenbogengelenk bei Tieren wesentlich ab, insofern es einer Schraube gleicht, „Schraubengelenk“. Der Talus bildet den Abschnitt einer Schraube, die Gelenkfläche der Tibia den entsprechenden Abschnitt der Schraubenmutter. Beim Schraubengelenk findet bei der Drehung zugleich eine gegenseitige Verschiebung der beiden Knochen in der Axenrichtung statt.

Das Kniegelenk hat eine von den typischen Charniergelenken abweichende Form, es bildet ein „Spiralgelenk“. Die von vorn nach hinten gewölbten Kondylen des Oberschenkels zeigen auf Sagittalschnitten die Form einer Spirale. Eine Spirale ist eine krumme Linie, welche, indem sie um einen gegebenen Punkt, den Pol, herumzieht, sich immer weiter von ihm entfernt. Gerade vom Pol des äußeren Kondylus vom Oberschenkel zieht zum Wadenbeinköpfchen das äußere strangförmige Seitenband, an der inneren Seite des inneren Kondylus das innere Seitenband, das breiter ist als das äußere; zwischen die Gelenkflächen beider Kondylen sind die beiden sichelförmigen Zwischengelenkknorpel eingeschaltet. Wird das Bein gestreckt, so wird das äußere Seitenband angespannt, indem immer zunehmende Radiivektoren d. h. immer größere Abschnitte der Kondylen des Oberschenkels (entsprechend der zunehmenden Länge der Entfernung vom Pol, dem oberen Anheftungspunkte des Bandes bis zum Rande des Kondylus), zwischen den oberen und unteren Ansatzpunkt des Bandes hineingepreßt werden. Da das innere Seitenband noch breiter als das äußere ist, wird es bei der Streckung noch stärker gespannt als das äußere. Infolge dieser Spannung der Seitenbänder ist bei gestrecktem Knie eine Drehung im Kniegelenk unmöglich. Bei der Beugung lockern sich diese Bänder, sodaß der Unterschenkel gegen den Oberschenkel schlottert. Dann kann auch Pronation und Supination des Unterschenkels stattfinden; Pronation ist diejenige Bewegung, durch welche die Fußspitze medianwärts gerichtet wird. Diese Drehung, welche nur bei gebeugtem Knie ausführbar ist, geschieht in der Weise, daß der äußere Kondylus der Tibia um den inneren einen Winkel von im Mittel 26° (R. du Bois-

Reymond) beschreibt; die Kreuzbänder bewirken, daß auch bei dieser Rotation der Tibia die Kondylen des Oberschenkels auf denen der Tibia gleiten und letztere nie verlassen. Das vordere Kreuzband verhindert ferner die Hyperflexion, das hintere die Hyperextension. Um den Unterschenkel zu beugen, wirken die Mm. semitendinosus, semimembranosus und biceps zusammen. Ist dies geschehen, so wird der Biceps Antagonist der erstgenannten, indem er supiniert, während jene pronieren. Die Zwischengelenkknorpel (Bandscheiben) dienen als „Polster" und verteilen das Gewicht des Rumpfes und der Oberschenkel auf größere Flächen, nach Ed. Weber ähnlich dem Kranz, den man auf den Kopf legt, um darauf Lasten zu tragen, außerdem dienen sie als Pfannen (H. Virchow) und bewirken auch, daß die Kondylen des Femur sich auf denselben abwickeln, wie ein Wagenrad; endlich wird noch die seitliche Rollung durch sie gefördert. Braune und O. Fischer haben auch nachgewiesen, daß die Knorpelüberzüge durch den Druck, mit dem die Knochen an einander gepreßt werden, eine starke Abplattung erleiden.

Das Kiefergelenk der Omnivoren, bei denen der Unterkiefer außer von unten nach oben auch noch seitlich von rechts nach links und umgekehrt, endlich vor- und rückwärts gegen den Oberkiefer bewegt werden kann, besteht aus einem eiförmig gestalteten Gelenkkopf, der in eine entsprechende Aushöhlung des Schläfenbeins paßt. Aehnlich verhält es sich mit dem Kiefergelenk der Nagetiere, nur daß bei diesen die lange Achse des Gelenkkopfes sagittal, bei den Omnivoren dagegen quer steht. Der Binnenraum der Gelenkkapsel wird durch einen in der Mitte dünneren, gegen den Rand dickeren Zwischenknorpel in zwei Hälften geteilt, sodaß die Gelenkenden einander nicht direkt berühren. Wird der Unterkiefer vorwärts bewegt, so rückt der Gelenkkopf mit dem Zwischenknorpel aus der Gelenkhöhle auf das Tuberculum articulare des Schläfenbeins vor und gleitet dann wieder in die Gelenkhöhle zurück. Beim Oeffnen und Schließen, sowie bei seitlichen Bewegungen des Unterkiefers bleibt, wofern dieselben nicht übermäßig sind, der Gelenkkopf in der Gelenkhöhle.

Das Drehgelenk, Trochoïdes, findet sich in Form des „Zapfengelenks" nur zwischen Atlas und Epistropheus; um den Zahnfortsatz des letzteren und zwar um dessen Längsaxe kann sich der Atlas bis fast um 90° herumdrehen. Eine zweite Form des Drehgelenks bildet das Radio-Ulnargelenk, mittels dessen Pronation und Supination ausführbar ist. Nur den höher stehenden Tieren (Mensch, Affe, hunde- und katzenartige Raubtiere) kommt Pro- und Supination zu, Pferd und Rind aber z. B. nicht. Im allgemeinen sind die Tiere, welche ein Schlüsselbein haben, mit dem Vermögen der Pro- und Supination begabt. Auch bei vollkommen festgestelltem Oberarm kann, wie man sich leicht überzeugt, die Hand um fast 180° gedreht werden, sodaß die vorher nach oben schauende Hohlhand nach unten gewendet wird, und diese Drehung der Hand ist bei jeder Stellung des Ellbogens (bei ganz gebeugtem wie ganz gestrecktem) ausführbar. Das Radiusköpfchen dreht sich innerhalb des Lig. annulare, das seinen Hals ringförmig umfaßt. Denkt man sich vom Mittelpunkte des Radiusköpfchens eine Gerade nach dem unteren Ende der Ulna gezogen, so beschreibt der Radius um jene Gerade als Axe ein Stück eines Kegelmantels. Da hierbei

das Radiusköpfchen sich innerhalb des Ringbandes an der kleinen halbmondförmigen Vertiefung (Circumferentia articularis) der Ulna, stets symmetrisch zur Axe des Kegels, dreht, und da dieses Stück rund ist, so bleibt das Gelenk zwischen Ober- und Unterarm in seiner Form unverändert, gleichviel welches die Stellung des Radius ist.

Bei der Amphiarthrose oder dem Wackelgelenk sind die Gelenkflächen fast eben oder nur so schwach konkav resp. konvex, daß die miteinander durch straffe Bänder verbundenen Knochen sich nur durch Nachgeben der Verbindung ein wenig parallel den Gelenkflächen verschieben können. Sie bilden gleichsam den Uebergang von den Synarthrosen zu den Diarthrosen. Solche Gelenke finden sich zwischen den kleinen Knochen der Handwurzel resp. Vorderfußwurzel, sowie zwischen Tarsus und Metatarsus.

Muskeln, Gelenkkapsel und Bänder. In der Ruhestellung des Gelenks berühren sich die Gelenkflächen stets, und ebenso schleifen bei jeder Bewegung die Gelenkflächen genau aufeinander und verlassen einander niemals. Diese stete und möglichst innige Berührung der einander zugekehrten Gelenkflächen wird bei den Diarthrosen vor allem durch den Zug der über das Gelenk hinwegziehenden Muskeln erreicht. Da diese die beiden zu bewegenden Knochen unmittelbar oder mittelbar verbinden, so werden ihre Gesamtwirkungen dahin gehen, diese aneinanderzupressen. In gleichem Sinne wie die Spanung der Muskeln, wirkt die Spannung der Haut und die Spannung der Fascien. Die Bandapparate haben für die Befestigung geringe Bedeutung, da sie ja überhaupt nur einem Teil der Gelenke zukommen. So werden bei den Walzengelenken allerdings die Seitenbänder zur festen Vereinigung der Knochen wesentlich beitragen. Sonst dienen die fibrösen Bänder, die an vielen Gelenken vorkommen, entweder zur Verstärkung der Gelenkkapsel und heißen dann „Hilfsbänder“, oder sie dienen zur Beschränkung der Bewegungen in gewisser Richtung oder Extensität und heißen dann „Hemmungsbänder“. So verhindern z. B. die Seitenbänder am Ellbogengelenk das seitliche Ausweichen der Knochen, das Lig. ileofemorale die übermäßige Streckung und Rotation des Oberschenkels nach außen, das Lig. cruciatum posterius das Durchdrücken des Knies nach hinten (S. 391). Außer den Bändern wirken über das Gelenk hinziehende Muskeln und Fascien, mitunter auch Vorsprünge an dem einen Knochen, die in Vertiefungen des mit ihm verbundenen anderen Knochens passen, sog. Anschläge als Hemmungsvorrichtungen: so gibt im Ellbogengelenk der Proc. coronoïdes ein Hemmnis für die Hyperflexion, das Olekranon für die Hyperextension ab; das Akromion und der Proc. coracoïdes des Schulterblattes setzen den Bewegungen des Oberarms ein Maß. Die Hemmungen wirken um so stärker, je weiter vom Drehpunkte ihre Kraftwirkung angreift; daher spielen in der Norm die Muskelhemmungen die größte Rolle.

Gelenkschmiere. Zwischen der Gelenkkapsel und den einander berührenden Gelenkflächen findet sich kein Hohlraum, sondern,

indem das Kapselband allseitig eng anliegt, nur eine kapillare Flüssigkeitschicht, die Synovia oder Gelenkschmiere. Bei einem gesunden Pferde konnte Colin unmittelbar nach dessen Tötung aus den großen Gelenken nur je 6—8 g Synovia sammeln. Die Synovia erhält vermöge ihrer schleimigen Beschaffenheit die Gelenkteile glatt und schlüpfrig, sodaß die Bewegungen in den Gelenken sich fast ohne Reibung vollziehen können.

Die Synovia ist das Produkt der inneren sammetartigen Schicht der Gelenkkapsel, der sog. Synovialhaut, einer serösen, mit kleinen dichtgedrängten Zotten besetzten und mit Plattenepithel überzogenen Membran. Die Synovia ist eine meist klare, leicht gelblich gefärbte Flüssigkeit von schleimiger fadenziehender Konsistenz und alkalischer Reaktion; im allgemeinen den serösen Flüssigkeiten (S. 208) ähnlich, ist sie durch die Anwesenheit eines schleimartigen Nukleoalbumins (S. 14) ausgezeichnet, das wohl den sich abreibenden Epithelien der Synovialhaut entstammt, von denen auch bald größere, bald kleinere Zellfetzen oder freie Kerne in der Synovia schwimmen.

Ihre Zusammensetzung und Menge ist nach Frerichs verschieden, je nachdem das Gelenk in Ruhe verharrt oder bewegt wird. Stalltiere und Neugeborene haben stets eine reichlichere Menge Synovia, die farblos, verhältnismäßig dünn und arm an Nukleoalbumin (0·3 pCt.) ist. Bei starker Bewegung wird die Menge der Synovia geringer, dafür ist sie dicklicher, klebriger, reicher an Nukleoalbumin (0·6 pCt.). Der Wassergehalt beträgt 97 resp. 95 pCt., der Eiweißgehalt 2 resp. 3·5 pCt., der Salzgehalt 1 pCt. (Chloride, Phosphate).

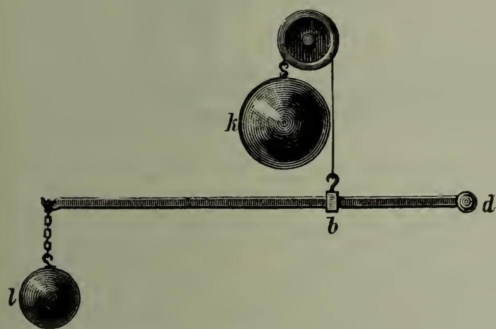
Wirkung des Luftdruckes auf die Gelenke. Unter den Kräften, welche die Gelenke zusammenhalten, hat man vielfach auch den Luftdruck genannt. Die Bedeutung desselben glaubten die Gebr. Weber wenigstens für das Hüftgelenk erwiesen zu haben. Man kann nämlich sämtliche Muskeln und Bänder um das Hüftgelenk herum zerschneiden, ohne daß der Schenkelkopf aus der Pfanne herausfällt. Wird der elastische Knorpelring, der Limbus cartilagineus, der als Fortsetzung des Pfannenrandes den Schenkelkopf ventilartig dicht umschließt, also die Pfanne gleichsam vertieft, gelüftet, sodaß zwischen Pfannenrand und Schenkelkopf Luft eindringt, so fällt das Bein zuweilen heraus, unfehlbar, wenn man vom Becken aus die dünnste Stelle der Pfanne anbohrt, sodaß Luft in das Gelenk eindringt. Stellt man diese Versuche unter der Luftpumpe an, so sieht man beim Evakuieren das Bein herausfallen, selbst wenn die Bänder vollkommen intakt sind. So sicher diese Versuche am herausgeschnittenen Präparat gelingen, so wenig dürfen sie ohne weiteres auf den lebenden Körper übertragen werden, denn an diesem befindet sich das Gelenk nicht in freier Luft, sondern in Flüssigkeit oder doch in Geweben, die zum größten Teil aus Flüssigkeiten bestehen. Außerdem dringen in das Innere der Gelenkkapsel Blutgefäße, welche die Synovia versorgen. Das Blut, das abgesehen von der Herzkraft unter dem atmosphärischen Druck steht, überträgt also diesen in die Gelenkkapsel, nur noch getrennt von der dünnen Gefäßwand und dem darüberliegenden Gewebe der Synovia. Diese letztere würde also den Luftdruck anzuhalten haben, und es würde darauf das luftleere Gelenk-Innere in gleichem Sinne, nur viel stärker wirken, wie ein Schröpfkopf auf die Haut. Hierzu kommt, daß mit der Verringerung des Luftdruckes auf hohen Bergen das jetzt aktiv von den Muskeln zu tragende Gewicht der unteren Extremität sehr

zunehmen würde, wofür kein Anhalt vorliegt. Aber selbst wenn man den Luftdruck im Sinne der Gebrüder Weber als wirksam annähme, so läßt sich zeigen, daß er gegenüber der Wirkung der Muskeln nur eine untergeordnete Rolle spielt.

Wirkung der Sehnen. Die meisten Muskeln setzen sich nicht direkt an den Knochen an, sondern mittelst Sehnen oder Aponeurosen. Die Sehnen, deren Fasern mit den geschlossenen Sarkolemmschläuchen durch eine Kittsubstanz außerordentlich fest verbunden sind (S. 337)), verschmälern sich meist mehr und mehr und setzen sich mit abgerundetem oder spitzem Ende an die Knochen an, oder sie strahlen flächenhaft aus; in letzterem Falle spricht man von Aponeurosen. Die Sehnen können mit den Zugsträngen der Anschirrung verglichen werden; selbst wenig dehnbar und innerhalb der sie umgebenden Scheiden (vaginae tendinum) dank der von der Innenschicht der letzteren gebildeten dicklichen Synovia-ähnlichen Flüssigkeit leicht beweglich, vermitteln sie die Uebertragung des Muskelzuges auf weit vom Muskel entfernte Knochen. Befestigt sich ein breiter Muskel mittelst einer dünnen Sehne an den Knochen, so wird die sehr beträchtliche Zugkraft des Muskels gewissermaßen auf einen Punkt des Knochens, den Anheftepunkt der Sehne konzentriert. Andererseits wird durch die Aponeurosen bewirkt, daß die Kraft des Muskels sich gleichsam über eine größere Fläche verteilt.

Hebelwirkung der Muskeln. Die Knochen stellen in Bezug auf die an ihnen angreifenden Muskeln Hebel (Fig. 67) dar, deren Unterstützungs- oder Drehpunkt, „Hypomochlion“, d in dem Gelenk gelegen ist, in dem die Bewegung erfolgt. Kraft k und Last l haben ihren Angriffspunkt meist (Ausnahmen s. S. 388) auf derselben Seite vom Unterstützungspunkt d. Der Angriffspunkt der Kraft ist der Anheftepunkt des betreffenden Muskels. Die Last ist durch die Schwere des zu bewegenden Gliedes und, wenn dieses noch eine äußere Last trägt, auch durch die Schwere dieser gegeben; der Angriffspunkt der Last liegt im Schwerpunkte des Gliedes (S. 390) bezw. im gemeinsamen Schwerpunkte des Gliedes und der äußeren Last; je größer letztere, desto mehr rückt der gemeinsame Schwerpunkt von der Mitte des Gliedes nach dem belasteten Ende zu. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle stellen die Knochen einarmige Hebel vor und zwar sog. Wurfhebel, bei denen der Angriffspunkt b der Kraft k

Fig. 67.

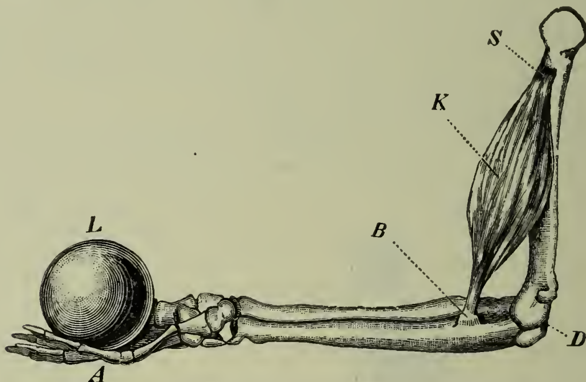


Einarmiger Wurfhebel.

zwischen Drehpunkt d und Angriffspunkt der Last l liegt und zwar jenem erheblich näher als diesem.

Bekanntlich ist ein Hebel im Gleichgewicht, wenn die statischen Momente, d. h. die Produkte aus Kraft mal ihrer Entfernung vom Drehpunkte, d. i. der Länge ihrer Hebelarme einander gleich sind. Nun wirkt die Kraft des Muskels auf einen dem Hypomochlion nahen Punkt, die Last auf einen vom Hypomochlion weit entfernten Punkt; es ist also der Hebelarm der Last um ein Vielfaches länger als der der Kraft, folglich muß auch, soll Gleichgewicht bestehen, die Kraft um dasselbe Vielfache größer sein, als die Last. So liegt z. B. (Fig. 68) der Drehpunkt des gegen den Oberarm zu beugenden Vorderarms im Ellbogengelenk D. Dicht davor bei B greift M. biceps brachii K (nebst dem M. brachialis int.) an, während die Last durch den Vorderarm und die Hand gebildet wird; der Hebelarm der Last (Vorderarm und belastete Hand A) ist hier etwa 5mal so lang als der der Kraft. Soll daher der Last das Gleichgewicht gehalten werden, so muß der Muskel eine Kraft entfalten, welche 5mal so groß ist, als die Last.

Fig. 68.



Hebelwirkung der Beugemuskeln des Vorderarms (schematisch).

Daraus folgt, daß die Muskeln in der Regel mit großem Kraftaufwand arbeiten. Allein dadurch, daß die Muskeln unfern des Drehpunktes angeheftet sind, also an einem sehr kurzen Hebelarme angreifen, ist erreicht, daß, wenn bei der Zusammenziehung des Muskels ihr Insertionspunkt am Knochen sich eben in Bewegung setzt und nur einen ganz kleinen Weg macht, das andere Knochenende, der lange Hebelarm, bereits eine beträchtliche Weggröße zurücklegt; es verhalten sich die von der Kraft und der Last beschriebenen Weggrößen gerade so wie ihre Hebellängen. Die am kürzeren Hebelarme wirkende Kraft des Muskels wird also, wenn sie den Hebel in Bewegung setzt, der am langen Hebelarme angreifenden Last eine im Verhältnis zu ihrer eigenen Bewegung große Geschwindigkeit erteilen. Man nennt deshalb diese Hebel auch Geschwindigkeitshebel. So genügt eine geringe Verkürzung der Beuger des Vorderarmes, um den Vorderarm und die

mit ihm verbundene Hand in große Geschwindigkeit zu versetzen, und von dieser Geschwindigkeit macht man bei der Wurfbewegung Gebrauch, daher auch die Bezeichnung solcher Hebel als „Wurfhebel“. Die Geschwindigkeit. welche die Hand beim Steinwurf erlangen kann, ist 22 m in der Sekunde.

Wie bekannt, kommt beim Hebel die Kraft nur dann zu ihrer vollen Wirkung, wenn sie rechtwinklig zur Richtung des Hebels angreift. Diese der Wirkung günstigste Anheftung der Muskeln unter einem rechten oder nahezu rechten Winkel findet sich nur verwirklicht in den Kaumuskeln, in den Beugern des Kopfes (Mm. recti capitis), in den Wadenmuskeln (M. gastroknemius, soleus), die in die Achillessehne endigen, endlich im M. adductor pollicis (portio transversa), bei den Vierfüßlern mehrfach (z. B. M. biceps femoris, psoas major u. a.) Jede schief angreifende Kraft läßt sich nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegen in einen der Richtung des zu bewegenden Knochens parallelen Anteil und einen darauf senkrechten, welch letzterer für die Bewegung allein in Betracht kommt. Je spitzwinkliger die Richtung der Kraft ist, desto kleiner wird der die Bewegung bedingende Kraftanteil werden. Unter spitzem Winkel, also unter äußerst ungünstigen Bedingungen greift ein großer Teil der Muskeln an, die dem Knochen fast parallel laufen: hierin ist ein zweites wesentliches Moment für die ungünstige Verwendung der Muskelkräfte im Tierkörper gegeben. Indessen kommt dieser durch die spitzwinklige Insertion der Muskeln bedingte Kraftverlust in seiner vollen Größe nur in Betracht für den Beginn der Bewegung. Die Beugemuskeln setzen sich allerdings unter ganz spitzem Winkel an den Vorderarm an, aber in dem Maße, als der Vorderarm sich bei der Beugung dem Oberarm nähert, wird der Winkel, den die Muskeln mit dem Vorderarm bilden, immer größer und dementsprechend der Verlust an Muskelkraft immer kleiner. Somit ist die Wirkung der Beugemuskeln auf den halbgebeugten Vorderarm stärker als im Beginn der Beugung. Dieselbe Betrachtung trifft auf die Muskeln zu, die sich schräg zur Bewegungsebene eines Charniergelenkes ansetzen.

Bedeutung der Sesambeine und der Kniescheibe. Häufig setzen sich die Muskeln nicht direkt an den Knochen an, sondern an Hervorragungen oder Höcker (Tuberositäten) des Knochens, nicht selten ziehen ihre Sehnen über verdickte Knochenenden hinweg (z. B. die Bicepssehne im Sulcus bicipitalis), ehe sie an den Knochen selbst herantreten. Dadurch ist erreicht, daß anstatt der sonst spitzwinkligen Richtung nun eine solche von weniger spitzem Winkel und damit ein geringerer Verlust an Muskelkraft gegeben ist. Die spitzwinklige Richtung des Muskelzuges kann ferner dadurch vermindert werden, daß der Muskel über eine Rolle geht, wie der M. digastricus maxill. inf. und der M. obliquus sup. des Auges, oder daß in den Verlauf seiner Sehne ein Sesambein eingeschaltet ist, das, nach Art einer festen Rolle, „Richtungsrolle“, wirkend, die Sehne sich an den Knochen unter schiefem Winkel ansetzen läßt. Manche dieser Sesambeine, wie das Olekranon und der Calca-

neus, verwachsen späterhin mit dem Knochen und wirken dann für die Richtung der daran inserierenden Muskel wie starke Knochenhöcker. Ebenso dient das mit der Sehne des M. quadriceps femoris verwachsene Sesambein, die Kniescheibe, wie Ed. Weber gezeigt hat, als Richtungsrolle. Ohne die Kniescheibe würde der M. quadriceps fast parallel zum Unterschenkel verlaufen und somit kaum eine andere Wirkung haben, als den Unterschenkel an den Oberschenkel anzudrücken. Dadurch, daß der Muskel über die Kniescheibe hinweggeht und mit ihr verwächst, tritt er schiefwinklig an die Tibia heran, und somit kommt der auf letztere senkrechte Anteil seiner Zugwirkung für die Hervorrufung der drehenden Bewegung zur Geltung.

Im Tierkörper kommen auch zweiarmige Hebel vor. Die Streckmuskeln (M. triceps) des Vorderarmes greifen an einem zweiarmigen Hebel an, dessen Drehpunkt im Ellenbogengelenk liegt; das Olekranon ist der kurze Hebelarm der Kraft, der übrige Teil der Ulna der lange Hebelarm der Last. Also arbeiten auch diese Streckmuskeln mit beträchtlichem Kraftaufwand. Das Gleiche ist der Fall bei den Plantarflexoren: M. gastroknemius und soleus, die sich an den Fußhöcker ansetzen. Der Drehpunkt des Fußes liegt in der Axe des Sprunggelenkes; die Streckmuskeln greifen an den dem Gelenk nahen Fersenhöcker, also an den kurzen Hebelarm an, während der jenseits des Gelenkes befindliche übrige Teil des Fußes der mindestens 3 mal so lange Hebelarm ist, den die Last des Körpers herunterzudrücken strebt.

Würden die Muskeln sich in der für die Kraftersparnis günstigsten Weise am Skelett ansetzen, also rechtwinklig oder nahezu rechtwinklig, so würden die Glieder massig und unförmlich werden. Die Schnelligkeit der Bewegungen und der schlanke Bau der Gliedmaßen ist der für die Anordnung der Muskeln bestimmende Faktor und nicht das Streben nach möglichster Kraftersparnis.

Befestigung der Muskeln am Skelett. Wie schon erwähnt (S. 341), sind die Muskeln nicht in ihrer natürlichen Länge, sondern in einem etwas gedehnten Zustande am Skelett befestigt und üben daher gleich gespannten Saiten schon in der Ruhe einen elastischen Zug auf die Knochen, an die sie sich anheften. Durch diese Straffheit der Muskeln ist eine Zeitersparnis erreicht, insofern keine Zeit verbraucht wird, um den schlaffen Muskel so weit zu spannen, daß der Zug sich auf den Knochen überträgt; vielmehr greift mit der beginnenden Verkürzung der Muskel auch sofort an den Knochen an. Außerdem wird aber auch die Kontraktionskraft des Muskels voll ausgenutzt, wenn er gleich im Beginn seiner Verkürzung auf die Last wirkt; denn, wie wir oben sahen (S. 356), nimmt die Kraft mit dem Grade der Verkürzung ab. Dadurch, daß aber die Muskeln am Skelett gewöhnlich noch über ihre natürliche Länge gedehnt sind, also schon vor der Kontraktion gespannt sind, wird ihre Kraft (bis zum anderthalbfachen) gesteigert (S. 357).

Auch die Muskeln, die nicht zwischen Knochen ausgespannt sind, deren Sehnen sich vielmehr an Weichgebilde ansetzen, wie die Muskeln des Gesichts, üben auf einander eine mäßige elastische Spannung, vermöge deren

die Weichteile in einer bestimmten Gleichgewichtslage erhalten werden, wie dies z. B. bei der Mundspalte der Fall ist, die infolge der gleichmäßigen elastischen Spannung des rechten und linken Mundwinkelhebers (M. levator anguli oris) symmetrisch, gerade steht. Ist der Muskel der einen Seite gelähmt, so stellt sich die Mundspalte infolge des Zuges seitens des anderen funktionsfähigen Muskels schief, sodaß auf Seite des letzteren der Mundwinkel höher steht.

Hub und Kraft des Muskels. Da der Hub des Muskels von seiner Länge, die Kraft aber von der Anzahl seiner Fasern, also vom physiologischen Querschnitt des Muskels abhängig ist (S. 355), wird ein langer und dünner Muskel wie der Sartorius bei kleiner Kraft eines großen Hubes fähig sein, der für die oberflächliche Betrachtung ungefähr gleich lange und dicke, aber aus zahlreicheren und kürzeren Fasern zusammengesetzte Peroneus longus bei kleinem Hube eine große Kraft entwickeln können. Dagegen ist die Arbeitsgröße d. h. das Produkt aus Kraft und Weg für das gleiche Muskelvolumen gleich. Lange und dünne Muskeln finden sich da, wo geringe Lasten einen großen Weg, kurze und dicke dort, wo große Lasten einen kurzen Weg zu machen haben, endlich große Muskelmassen dort, wo große Arbeitsleistungen erfordert werden.

So lange es sich um Bewegungen in einer Ebene, wie bei den durch ein Charniergelenk verbundenen Knochen, handelt, ist die Wirkungsweise der Muskeln einfach verständlich. Bei einer Arthrodie, z. B. im Hüftgelenk, wo Bewegungen um drei Achsen stattfinden, einmal um die frontale (Beugung und Streckung), dann um die sagittale (Ab- und Adduktion), endlich um die vertikale (Rotation median- und lateralwärts) ist die Bestimmung, welche Muskeln bei den einzelnen Bewegungen ins Spiel kommen, schon eine viel schwierigere. Nicht selten ist die Anordnung der Muskeln derartig, daß sie gleichzeitig rotieren und beugen oder rotieren und abduzieren. In der Regel sind für eine jede Bewegung mehrere Muskeln vorhanden, und zwar findet sich meist eine Verdoppelung der Muskelgruppen, so für die Aufwärtsbewegung des Unterkiefers der Masseter und der Temporalis, für die Beugung des Vorderarms der Biceps, der Brachialis internus und der Supinator longus, für die Plantarflexion der Gastroknemius und der Soleus u. s. w. Umgekehrt können auch verschiedene Teile eines und desselben Muskels verschiedene, ja entgegengesetzte Funktionen haben; die Muskeln bilden eben nur anatomische, nicht physiologische Einheiten. Dies ist unzweifelhaft z. B. beim Cucularis, Glutaeus, Deltoides u. a. m. Gewöhnlich überspringt ein Muskel nur ein Gelenk wie der Brachialis und Soleus, daneben findet sich zuweilen zu seiner Unterstützung je ein Muskel, welcher zwei Gelenke überspringt, wie der Biceps brachii und der Gastroknemius. Nach O. Fischer wirken schon die „eingelenkigen“ Muskeln oft sehr merklich auf Gelenke, über die sie garnicht hinweg ziehen; indem sie die beiden Knochen, an denen sie ansetzen, gegeneinander bewegen, bringen sie auch in den an den Endpunkten derselben gelegenen Gelenken Bewegungen hervor. Die Wirkung der „mehrgelenkigen“ Muskeln ist je nach der Stellung der Gelenke verschieden und stellt außerordentlich komplizierte Probleme dar. Man nennt Muskeln, deren Wirkung einander entgegengesetzt ist, Antagonisten und solche, welche die gleiche Wirkung ausüben, Synergisten, doch kommt es vor, daß

Muskeln, die für gewöhnlich Antagonisten sind, wie das Zwerchfell und die Bauchmuskeln, bei einer bestimmten Form der Bewegung mit einander zusammenwirken, wie die genannten bei der Aktion der Bauchpresse (S. 111). Analog verhält es sich mit den Beugern des Unterschenkels, welche Antagonisten werden, sobald der gebeugte Unterschenkel proniert oder supiniert werden soll (S. 381), ebenso mit den Vorderarmmuskeln bei der Ulnar- und Radialflexion.

Bewegungen, bei denen eine Anzahl Muskeln systematisch zur Erreichung eines bestimmten Zweckes zusammenwirken, nennt man geordnete oder koordinierte Bewegungen, und unter diesen stehen obenan diejenigen, durch welche die Tiere ihre Stellung im Raume ändern.

Die Ortsbewegungen.

Das Wesentliche der Ortsbewegungen besteht in der Bewegung des Schwerpunktes des betreffenden Körpers. Unter Schwerpunkt versteht man denjenigen Punkt, in welchem man sich das Gewicht sämtlicher materieller Teilchen eines Körpers so vereinigt denken kann, daß bei Unterstützung dieses Punktes der Körper selbst unterstützt ist und ruht. Es ist dabei die Masse des Körpers so verteilt, daß alle seine Teile ringsherum im Gleichgewicht sind, daher der Schwerpunkt auch Mittelpunkt der Masse heißt. Der Schwerpunkt ist ausreichend unterstützt, so lange ein aus demselben gefälltes Lot, die Schwerlinie, innerhalb der Grundfläche trifft, mit welcher der Körper den Boden berührt, oder innerhalb der Fläche, welche durch Umschreibung der Unterstützungspunkte desselben erhalten wird und Unterstützungsfläche heißt. Und zwar steht ein Körper um so fester, je größer seine Unterstützungsfläche ist, und je näher dieser der Schwerpunkt liegt. Ist die Unterstützungsfläche so klein, daß der Schwerpunkt bei jeder Veränderung seiner Lage darüber hinaus geführt wird, so befindet sich der Körper im Zustande labilen oder unsicheren Gleichgewichtes.

Aehnlich verhält sich der Tierkörper beim Stehen, indem sein Schwerpunkt durch geeignete Anspannung von Muskeln dauernd senkrecht über der Unterstützungsfläche erhalten wird, die durch die auf dem Boden aufstehenden Füße umschrieben ist, das „Fußviereck".

Schwerpunkt und Stehen des Menschen. Nach Ed. Weber liegt der Schwerpunkt des menschlichen Körpers im kleinen Becken dicht vor dem Promontorium des Kreuzbeins (2. Kreuzbeinwirbel). Als Stehen des Menschen bezeichnet man die ruhige aufrechte Haltung des Körpers auf den Füßen, wobei der Schwerpunkt in die Unterstützungsfläche fällt, d. h. die Fläche, mit welcher der Körper den Boden berührt, die Fußsohle. Da diese mit dem Fersenhöcker und den Höckern der Metatarsalknochen, vorwiegend des zweiten und dritten (Muskat) aufruht, so wird der Körper bei gestreckten Schenkeln ganz allein von den durch straffe Bänder fixierten beiden Fußgewölben getragen. Bei dieser Stellung berühren einander die Fersen, die Fußspitzen

sind auswärts gestellt, sodaß die Füße einen Winkel von fast 50° bilden; hierdurch ist die Unterstützungsfläche des Körpers vergrößert, also die Erhaltung des Gleichgewichtes sicherer gemacht. Die Grenzen der wirksamen Unterstützungsfläche liegen auf allen Seiten etwa um 3 cm nach innen vom Fußrand und sogar $3^1/_2$ cm hinter den Zehenspitzen (R. du Bois-Reymond). Als „natürliche Haltung“ nahm v. Meyer diejenige an, welche durch das Mindestmaß von Muskelanstrengung bestimmt würde, bei welcher also hauptsächlich die Schwerkraft und die Spannung sich das Gleichgewicht hielten. Diese sollte auf folgende Weise zustande kommen. Der Talus wird bei rechtwinkliger Haltung des Fußes zwischen die Knochen des Unterschenkels festgeklemmt. Die Kniee werden so durchgedrückt, daß Unterschenkel und Oberschenkel lediglich durch die Spannung der Ligg. lateralia in eine einzige steife Stütze verwandelt werden. In gleicher Weise wird das Becken gegen die Oberschenkel fixiert. Es wird um die Hüftgelenkaxe so weit nach hinten geneigt, daß die Ligg. ileo-femoralia gespannt werden und ein weiteres Zurückfallen unmöglich machen. Auf dem Becken ruht der ganze Oberkörper; der Kopf endlich balanziert auf dem Atlas im Gleichgewicht.

Fig. 69.



Natürliche Haltung.

Diese ganze Auffassung ist aber nach neueren Untersuchungen irrtümlich. Eine Haltung, bei der Unterschenkel, Oberschenkel und Becken in dieser Weise gegeneinander fixiert werden, ist keine natürliche, man muß sie vielmehr als „Haltung der Muskelschwachen und der Greise“ bezeichnen. Indessen gibt es in der Tat eine aufrechte Stellung, die mit minimaler Muskelanstrengung verknüpft ist; Braune und Fischer haben sie Normalhaltung genannt. Nach diesen Autoren kann nämlich ein Mensch fast genau in der Lage stehen, in der sich ein Kadaver, auf ein Brett gelegt und gefroren, befindet. Hierbei liegen alle beteiligten Punkte in einer Frontalebene, das Knie- und Hüftgelenk, der Körperschwerpunkt, das Schultergelenk, der Schwerpunkt des Kopfes, sie alle stehen genau senkrecht über dem Fußgelenk. Diese Stellung ist aber von jeder gewöhnlichen Haltung beim Stehen erheblich verschieden und wird als äußerst unbehaglich empfunden.

Dagegen ist bei der „natürlichen Haltung“ (Fig. 69), der Schwerpunkt um 4 cm nach vorn (vor die gemeinsame Achse der Fußgelenke) verlegt, sodaß ein daraus gefälltes Lot näher an die Mitte des Fußvierecks trifft; er steht etwa 7 mm über und 8 mm hinter der Hüftgelenksaxe. Die Kniee sind nicht gestreckt, „durch-

gedrückt", vielmehr liegt ihr Drehpunkt 1 cm vor der Verbindungslinie von Hüft- und Fußgelenk. Der Schwerpunkt des Kopfes liegt vor der Queraxe des Atlantooccipitalgelenks. Das Fußgelenk befindet sich 5 cm hinter der Hüftgelenkebene, sodaß die Unterschenkel wie schräge Streben unter der Last des Körpers stehen und unfehlbar nach vornüber fallen würden, wenn sie nicht durch den Zug der Wadenmuskeln daran verhindert würden. Daher ermüden diese Muskeln infolge der starken Beanspruchung auch zuerst. Ferner treten, wenn auch in viel geringerem Umfang, die Strecker des Oberschenkels, der Wirbelsäule u. a. in Aktion. Viel stärker ist die Beanspruchung der Muskulatur bei der „militärischen Grundstellung".

Für die Gleichgewichtskorrektion durch Muskelaktion kommt uns die erstaunliche Feinheit unseres Muskelgefühls und Tastsinnes, insofern als die Empfindlichkeit der Fußsohlen hierbei in erster Linie steht, unter erschwerenden Umständen auch die Feinheit unserer Gesichtswahrnehmungen, sehr wesentlich zu Hilfe. Wollen wir noch fester stehen, so stellen wir die Beine weit auseinander, wir spreizen die Beine, wie dies die Seeleute und Fechter tun, und vergrößern dadurch die Unterstützungsfläche.

Aufrechtes Stehen ist auch auf nur einem Bein möglich, in den einzelnen Zeitmomenten des Ganges ruht der Körper, wie wir sehen werden (S. 396), nur auf einem Fuße. Zu diesem Zweck muß durch seitliche Beugung der Wirbelsäule oder durch Hebung der gegenüberliegenden Beckenhälfte und dadurch hergestellte Neigung des Rumpfes der gemeinsame Schwerpunkt des Körpers so weit auf die unterstützte Seite verlegt werden, daß die Schwerlinie in die Unterstützungsfläche des aufstehenden Fußes fällt.

Ed. Weber (1836) bestimmte nach einer zuerst vom Mathematiker Borrelli (1679) angegebenen Methode die Lage des Schwerpunktes in folgender Weise: Ein langes Brett wurde horizontal auf die Kante eines vertikalen Brettes so aufgelegt, daß es darauf balanzierte; mit dem einen Ende ruhte es auf einem dreikantigen Balken auf. Auf dieses Brett legte sich mit dem Rücken der Länge nach eine lebende Person und schob sich, die Füße voraus, gewissermaßen wurmartig das Brett entlang fort, bis das nicht unterstützte Brettende eben zu kippen begann. Nunmehr ist der Schwerpunkt des ganzen Körpers ein klein wenig über die Drehungsachse des Brettes hinausgerückt. Der Abstand der Ferse von der Drehungsachse wird gemessen und alsdann der Versuch in umgekehrter Richtung wiederholt, wobei die Person sich mit dem Kopf voraus das Brett entlang fortschiebt, sodaß man auf diese Weise den Abstand des Scheitels von der Drehungsachse bestimmt. So ergibt sich die vertikale Schwerpunktebene bei liegendem Körper. Nimmt man noch hinzu, daß wegen der bilateral-symmetrischen Anordnung des Körpers der Schwerpunkt in der Medianebene liegen muß, so muß in der Linie, in welcher sich die vertikale und mediane Schwerpunktebene schneiden, der Schwerpunkt gelegen sein.

Je größer die Empfindlichkeit der Fußsohlen ist, desto sicherer steht man. Vierordt brachte auf dem Scheitel eines Menschen eine nach oben gerichtete feine Schreibfeder an, über deren freies Ende eine berußte Papierfläche horizontal ausgespannt war. Die beim Stehen erfolgenden Schwankungen des Körpers bezw. Kopfes wurden so in Form einer geschlossenen Kurve

verzeichnet, deren Durchmesser um so kleiner war, je fester der Mensch stand. Wurde durch Eintauchen der Füße in eiskaltes Wasser oder Einreiben derselben mit Chloroform die Empfindlichkeit der Sohlen herabgesetzt, so wurden die Schwankungen größer, und dem entsprechend nahm der Durchmesser der aufgezeichneten Kurve beträchtlich zu. Für den Einfluß der Gesichtswahrnehmungen auf die Sicherheit des Stehens spricht, daß auch gesunde Menschen im Dunkeln unsicherer stehen als im hellen.

Sitzen. Beim Sitzen ruht die Last des Oberkörpers (Kopf, Rumpf, obere Extremitäten) auf den Sitzknorren des Beckens wie auf den Kufen eines Wiegepferdes (v. Meyer). Die Sitzknorren sind mit einem Fettpolster versehen, das den Druck auf die darunter liegende Haut mildert. Die im Hüftgelenk gebeugten Oberschenkel liegen mit ihrer hinteren Fläche dem Sitze auf und gewähren, indem sie die Körperlast teilweise mittragen helfen, eine nicht unerhebliche Erleichterung. Nun liegt der Schwerpunkt des Oberkörpers allein vor dem 10. Brustwirbel, also über der Unterstützungsfläche, daher der Oberkörper sich im labilen Gleichgewicht befindet und bei der geringsten Erschütterung vor- oder rückwärts pendeln bezw. sinken müßte, wenn nicht durch Muskelkraft die Wirbelsäule gehalten würde. Sobald die Kraft der Rückenspanner (Iliocostalis, Iliolumbalis, Longissimus dorsi, Spinalis, Splenii, Levatores costarum) nachläßt, sei es infolge Müdigkeit oder im Schlaf, dann schwankt der Oberkörper mehr oder weniger stark und nimmt die gebückte Haltung an. Das gewöhnliche Sitzen ohne Rückenlehne erfordert also die Aktion der Rückenspanner, daher wir dabei viel schneller ermüden, als wenn wir uns gegen eine Lehne anlegen, die das Gewicht des Rumpfes trägt und dadurch die Rückenmuskeln entlastet.

Schwerpunkt und Stehen der Vierfüßler. Bei diesen stützen die Gliedmaßen gleichsam wie vier Säulen den Schwerpunkt des Körpers. Es ist also die Unterstützungsfläche des Körpers ein langgestrecktes schmales Rechteck, dessen Ecken durch die auf dem Boden aufstehenden Füße gebildet werden und das 3—4 mal so lang als breit ist. Entsprechend der größeren Unterstützungsfläche stehen die Vierfüßler fester als die Zweifüßler. Bei den großen Vierfüßlern (Pferd, Rind u. a.) liegt der gemeinsame Schwerpunkt im Rumpf, und zwar wird er infolge des Gewichtes des darüber hinausragenden Halses und Kopfes in den vorderen Abschnitt des Rumpfes und wegen des Gewichtes der darunter befindlichen Gliedmaßen näher der Bauchfläche als der Rückenfläche des Rumpfes verlegt. Nach Colin liegt die Frontalebene, innerhalb deren der Schwerpunkt des Pferdes anzunehmen ist, dicht hinter dem Schwertfortsatze des Brustbeins, die Horizontalebene ist etwa durch das Ende des zweiten Drittels des sternovertebralen Durchmessers zu legen; im Schnittpunkte dieser beiden Ebenen mit der Medianebene liegt der Schwerpunkt. Bei kleineren Vierfüßlern, so beim Hunde, liegt der Schwerpunkt noch etwas mehr nach vorn. Das schwere Gewicht des Rumpfes, das auf den Gliedmaßen lastet, würde, da letztere aus Knochen, die gegen einander beweglich sind, bestehen, eine Verkleinerung der Winkel zwischen den einzelnen Knochen bewirken, d. h. das Tier würde zusammenknicken. Es muß diesem Zusammenknicken durch Tätigkeit von Muskeln oder anderen sich spannenden Apparaten ent-

gegengewirkt werden. Während die Hinterbeine direkt mit dem Rumpf in Verbindung stehen, hängen die Vorderbeine und das Schulterblatt nur durch Muskeln und sehnige Apparate am Rumpf. Die Mm. cucullares, levatores scapulae, rhomboidei sind stark gespannt und dadurch die Schulterblätter festgestellt. An den Mm. serrati antici majores hängt der Rumpf wie in einer Schwebe, sodaß er sich gegen die Schulterblätter nicht verschieben kann. Außerdem wirken beim Stehen die Strecker sämtlicher Gelenke mit. Die Zehen werden durch die Last durchgedrückt und gestreckt, es treten deshalb die Zehenbeuger in Wirksamkeit. Bei den hinteren Extremitäten sind die Verhältnisse dadurch andere, daß die einzelnen Knochen nicht wie die der Vorderextremität vertikal übereinander gestellt sind. Alle Haustiere, die gleich zu besprechenden Einhufer (Pferd, Esel) ausgenommen, bedürfen somit zum Stehen der Muskeltätigkeit; daher ermüdet das Stehen sehr, und deshalb legen sich die Tiere nieder. Bei ihnen werden die Winkel zwischen den einzelnen Knochen mehr durch Kontraktion bezw. durch Anspannen von Muskeln festgestellt. Die Ermüdung wird einigermaßen dadurch hintangehalten, daß die Streckmuskeln der Beine, welche für das Stehen in erster Linie in Anspruch genommen sind, an Masse über die Beuger überwiegen, daher eine Abwechselung der Muskeln ermöglicht ist. Außerdem wird die Muskelkraft teils unterstützt, teils sogar ersetzt durch Spannung der Fascien und durch die elastischen Bänder der Zehen bei den Vierfüßlern, so das Fesselband, das bei jungen Tieren und bei den Karnivoren zum Teil ein Muskel ist und der Verkleinerung des Winkels vom Fußgelenk unter der Körperlast entgegenwirkt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Einhufern. Während bei den übrigen Haustieren es eigentliche (fleischige) Muskeln sind, welche die Winkel feststellen, werden bei den Einhufern durch Bänder, Sehnen und sehnige Muskeln (so z. B. der Kronbeinbeuger, der sehnige Teil des Schienbeinbeugers u. a.) die Winkel der Knochen festgestellt. Ferner werden durch die Schwere der Bauchorgane die von den Extremitäten auf den Rumpf übergehenden Fascien und Sehnen sowie die Bandapparate der Extremitäten stärker angespannt. Daher ermüdet das Stehen die Pferde nicht wesentlich, sodaß viele Pferde stehend (ohne sich zu legen) schlafen. Das ruhig stehende Pferd steht auf beiden Vorder- und nur einem Hinterbein, während das andere Hinterbein leicht gebeugt ist, und nur die Spitze des Hufes den Boden berührt, „schildert"; nach einiger Zeit wird mit dem Hinterbein abgewechselt. Der Hauptteil der Last wird von den Vorderbeinen getragen — liegt diesen ja auch der Schwerpunkt des Körpers näher als den Hinterbeinen —, und zwar sind sie mit $^1/_5$ des Körpers mehr belastet als die Hinterbeine, bei vorgestrecktem Kopfe sogar mit $^1/_3$. Der Reiter lastet mit $^2/_3$ seines Gewichtes auf den vorderen und nur mit $^1/_3$ auf den hinteren Gliedmaßen des Tieres und, wenn er den Körper nach vorn neigt, auf dem Hinterteil des Tieres sogar nur mit $^1/_5$ seines Gewichtes. Zum Tragen des Halses und des Kopfes bedarf es gleichfalls der Muskeltätigkeit; ihr kommt die Elastizität des starken Nackenbandes wesentlich zu Hilfe.

Als ein normal gebautes Pferd von 384 kg Gewicht mit der Vorhand (den beiden Vorderbeinen) und mit der Hinterhand (den Hinterbeinen) auf je eine Wage gestellt wurde, fanden Morris und Baucher, daß auf der Vorhand 210, auf der Hinterhand nur 174 kg lasteten. Hieraus erklärt sich die Neigung

des Pferdes, nach vorn zu stürzen. Biegt man den Kopf des Pferdes nach vorn, sodaß die Nasenspitze des Tieres bis auf den Bug kommt, dann ist die Vorhand mit 218 kg, also um $^1/_3$ mehr belastet als die Hinterhand. Nimmt man jedoch mittels der Zügel den Kopf zurück, sodaß die Nasenspitze bis zur Höhe des Widerristes erhoben wird, dann lasten auf der Vorhand 200 kg, also nur $^1/_{17}$ mehr als auf der Hinterhand. Durch Hochnehmen des Pferdes wird also ein bedeutendes Gewicht nach hinten verlegt und somit die Gefahr des Stürzens verringert. — Bei schulgerechtem Stande des Pferdes, das mit dem Reiter zusammen 448 kg wog, lagen auf der Vorhand 251 kg, über $^1/_3$ mehr als auf der Hinterhand. Durch Rückwärtsneigen des Körpers brachte der Reiter 10 kg und durch Anziehen des Zaumes weitere 8 kg nach hinten, sodaß beim Parieren des Pferdes 233 kg, also nur $^1/_{12}$ mehr auf der Vorhand lasteten als auf der Hinterhand.

Gehbewegung des Menschen. Bei jeder Ortsbewegung der Tiere wird der Schwerpunkt ihres Körpers verschoben. Sobald

Fig. 70.

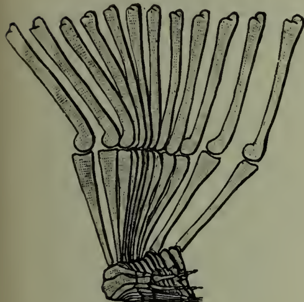
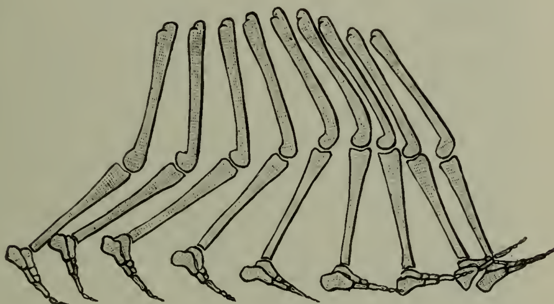


Fig. 71.



Stützbein und Hangbein
nach Gebr. Weber und O. Fischer.

der Schwerpunkt eines Körpers in Bewegung gesetzt ist, bleibt er dank dem Beharrungsvermögen in Bewegung, bis diese vernichtet, d. h. durch die zu überwindenden Widerstände: Reibung am Boden, Schwere, Luftwiderstand u. a. m. aufgehoben wird. Zum Zweck der Analyse der einfachen Vorwärtsbewegung des Rumpfes, der Gehbewegungen des Menschen, sieht man zweckmäßig vom Anfang der Gehbewegungen, dem ersten Ausschreiten, wodurch der ruhende Körper zuerst in Bewegung gesetzt wird, ab und betrachtet den bereits im Gehen begriffenen Menschen. Die Mechanik des Gehens haben Wilhelm und Eduard Weber (1836) zuerst einer genauen mechanischen Analyse unterzogen. Beim Gehen wird der Schwerpunkt des Körpers durch die abwechselnde Tätigkeit beider Beine in horizontaler Richtung vorwärts bewegt. Der Körper ruht dabei nur auf einem Bein, „dem Stütz- und Stoßbein“, während das andere, das „Hangbein“, an ersterem vorbeischwingt. Das stehende Bein erfüllt nämlich nicht allein den Zweck, den Schwerpunkt zu unterstützen, sondern auch nach vorwärts zu stemmen, es erteilt

ihm auch eine Propulsivkraft. Das Stützbein (Fig. 70) kommt mit der Ferse zuerst (Helmholtz) auf den Boden an und befindet sich dabei in leicht gebogener Lage (Abbildung zu äußerst links). Gleich darauf setzt sich die ganze Fußsohle auf, und in diesem Augenblick berühren beide Füße den Boden. Der Rumpf und damit der Gesamtschwerpunkt befindet sich zwischen beiden. Durch den Stoß des anderen Beines wird er nach vorn geschoben, macht aber keine erhebliche Bewegung nach aufwärts dabei, weil das Stützbein sich gleichzeitig noch weiter im Knie beugt. Sobald der Schwerpunkt senkrecht über dem Fuß steht, fängt das Stützbein sich im Knie an zu strecken. Der Schwerpunkt würde jetzt vornüber fallen, wenn nicht durch die Streckung im Fuß die Stütze verlängert und der Schwerpunkt damit gleichmäßig weiter nach vorn geschoben würde. Das Stützbein wird zum Stoßbein. Mit der Streckung des Fußes hebt sich die Ferse vom Boden, und das Knie beginnt sich zu beugen; weiterhin hebt sich der Fußballen ab, und der letzte Nachschub folgt von der Zehenspitze aus (Abbildung zu äußerst links); so hat sich die Fußsohle vom Boden „abgewickelt". Während dessen hat die Beugung im Knie noch zugenommen, und dadurch sich das Bein so verkürzt, daß die Fußspitze den Boden verläßt. Das Bein schwingt jetzt nach Art eines Pendels, dessen Aufhängepunkt in der Pfanne liegt, nach vorn und wird zum „Hangbein" (Fig. 71). Die Beugung im Knie wird dabei noch stärker und geht dann nach Ueberschreiten der Senkrechten allmälich in vollständige Streckung über. Beim Aufsetzen der Ferse auf den Boden ist aber das Knie schon wieder leicht gebeugt. Nun ist das Hangbein wieder zum Stützbein geworden. Zur Zeit, wo das eine Bein stößt, ist das andere Bein in Ruhe. In dem Moment, wo das Stützbein den größten Grad der Streckung erreicht hat, also durch weitere Streckung das Sinken des Schenkelkopfes und des Rumpfes nicht mehr verhindern kann, schwingt das andere Bein vor, tritt in die Stelle des Stützbeines ein und beugt dem drohenden Fall vor. Indem nun, während das eine Bein in Ruhe ist, der Schwerpunkt durch das andere, das Stützbein vorwärts geschoben wird, ändert sich der Aufhängepunkt des ruhenden Beines, und infolge dessen muß auch dieses nach Art eines Pendels vorwärts schwingen. Es ist also zu unterscheiden einmal die Zeit, während deren das Stützbein unverändert an seinem Fußpunkt verharrt, aber an seinem Aufhängepunkt eine Progressivbewegung erfährt (Fig. 70), und eine andere Zeit (Fig. 71), wo dieses Bein, vom Boden losgelöst, sich mit dem Körper bewegt und einen Bogen nach vorn beschreibt. Jedes Bein ist nacheinander Stützbein, Stoßbein und Hangbein. Auch der Aufhängepunkt des Hangbeines behält seinen Platz nicht; er wird vorwärts geschoben, sodaß das Schwingen statthat, während der Aufhängepunkt selbst sich nach vorn bewegt.

Durch die abwechselnden Stöße seitens der alternierenden Beine wird der Schwerpunkt des Körpers ständig in Bewegung erhalten. Einmal handelt es sich hier um Hebungen und Senkungen,

zum anderen um Schwankungen nach beiden Seiten. Die vertikalen Schwankungen stellen eine ziemlich gleichmäßig verlaufende Kurve dar, die Höhendifferenz beträgt etwa 4 cm. Den Zeitraum vom Niederkommen bis zum Ablösen des Beines vom Boden nennt Weber die aktive Phase des Beins, den der Pendelschwingung die passive Phase. Die Dauer eines Schrittes umfaßt den Zeitraum, der zwischen dem Aufsetzen des einen und des anderen Beines auf den Boden verfließt; die Länge eines Schrittes beträgt bei gewöhnlicher Gangart im Mittel 50 cm beim Weib und 63 cm beim Mann. Nach Weber sollte die Schwingung des Hangbeins nur unter dem Einfluß der Schwere nach den Pendelgesetzen, ohne jede Muskeltätigkeit vor sich gehen; nach den neueren Untersuchungen von O. Fischer ist das aber nicht der Fall, sondern das Vorschwingen geschieht durch aktive Muskelwirkung.

Beim Gehen gibt es zwei Zeitabschnitte, während deren beide Beine auf dem Boden aufstehen, und nur einen einzigen Zeitabschnitt, in welchem ein Bein aufsteht, und zwar ein Bein mit dem andern alternierend. Beim gravitätischen Schritt dauern jene beiden Zeitabschnitte länger, beim Eilschritt dagegen der, in welchem nur ein Bein aufsteht. Beim Gehen tragen wir den Oberkörper nach vorn geneigt, sodaß der Schwerpunkt dauernd ein wenig vor der Vertikalebene, in welcher die Drehungsaxe der Schenkelköpfe liegt, erhalten wird. Je mehr der Rumpf nach vorn geneigt ist, desto mehr fällt der Schwerpunkt des Rumpfes, der vor dem 10. Brustwirbel liegt, in die Verlängerung des Stützbeins, desto stärker wird also die Propulsion nach vorn erfolgen. Daher legen wir uns auch beim schnellen Gehen mehr vorwärts als beim langsamen Gehen. Beim schnellen Gehen machen wir eine größere Anzahl von Schritten in der Zeiteinheit, die Dauer des Schrittes wird daher eine kleinere sein. Die Schritte werden ferner um so größer, je schneller sie werden, sodaß beim schnellen Gehen die Geschwindigkeit der Bewegung nicht nur infolge der größeren Schrittzahl in der Zeiteinheit, sondern auch infolge der größeren Schrittweite zunimmt. Soll der Schritt größer, d. i. weiter werden, so muß der Schwerpunkt, oder, was äußerlich sichtbar ist, die Trochanteren tiefer getragen werden. Das Hangbein wird somit in ein kürzeres Pendel verwandelt und schwingt schneller, mithin wird die Schrittzahl zunehmen.

Die seitlichen Schwankungen des Körpers bei den Progressivbewegungen, welche die Folge davon sind, daß das Stützbein auf der einen Seite des Schwerpunktes angreift, werden durch die Bewegungen der Arme ausgeglichen. Wenn das linke Stützbein der linken Hälfte des Rumpfes eine größere Geschwindigkeit erteilt, als der rechten, so schwingt der rechte Arm vor und verlegt so den Schwerpunkt wieder in die Mitte. Das allmähliche Abwickeln der Sohle von der Ferse nach den Zehen (Fig. 70) dient dazu, die Zeit zu verlängern, während deren das Stützbein den Boden berührt.

Methodik. Die Weber'sche Methode, die einzelnen Körperhaltungen

bei den Geh-, Lauf- und Springbewegungen in kontinuierlichen Reihen (wie Fig. 70, 71) zu fixieren und so die einzelnen Phasen der Ortsbewegungen darzustellen, hat zuerst Muybridge (1874) weiter ausgebildet, indem er die einzelnen Bewegungsphasen, zunächst bei Pferden, in Reihen photographischer Momentaufnahmen, deren jede sich nur nach Hundertsteln einer Sekunde bemißt, fixierte. Nach ihm hat in gleicher Weise Marey (1882) die einzelnen Bewegungsphasen des Menschen beim Gehen, Laufen und Springen dargestellt (vgl. Fig. 74, S. 401). Diese Methode haben Braune und O. Fischer (1887) so weit vervollkommnet, daß sie die denkbar größte Genauigkeit der Bestimmungen ergibt. Scharfe plastische Bilder des Bewegungsvorganges selbst liefert der Kinematograph.

Gehbewegungen der Vierfüßler. Die Verschiebung des Schwerpunktes erfolgt der Hauptsache nach durch eine Kraft, welche von den hinteren Extremitäten auf den Rumpf wirkt, während die Vorderbeine nur den Rumpf stützen. Für diese Stosswirkung sind die Hinterbeine besonders geeignet einmal durch die Winkelstellung der das Hinterbein zusammensetzenden Glieder, insofern bei der Tätigkeit der Streckmuskeln das auf dem Boden aufstehende Hinterbein beträchtlich verlängert wird, sodann durch ihre kräftig entwickelten Streckmuskeln. Nach Le Hello können durch aktive Winkelbewegung der Hüftgelenke die Beine auch lokomotorisch wirken, ehe der Schwerpunkt vor den Erdpunkt, d. h. den Punkt, auf dem der Huf aufsteht, gebracht ist. Ist der Boden fest, sodaß er seinerseits dem darauf sich stützenden Hinterbein sich nicht nach unten zu verlängern gestattet, so wird der mit dem oberen Ende desselben verbundene Rumpf nach vorwärts geschoben und zwar um so weiter vorwärts, je schiefer das Hinterbein zum Rumpf gestellt ist. Dieselbe Extremität, welche beim Beginn des Abstoßes seitens des Hinterbeins sich hinten befand, wird nach vorn bewegt, um den fallenden Rumpf zu unterstützen, und auf den Boden aufgesetzt, genau so wie dies beim Hangbein des gehenden Menschen der Fall ist, das unmittelbar nach dem Abstoß des Stützbeins vorschwingt und nun seinerseits die Rolle des Stützbeins übernimmt, während das vom Boden abgelöste Stützbein nun zum Hangbein wird. In dem Momente, wo die Gliedmaßen aufgesetzt werden, erleiden sie durch das Auffallen der Körperlast eine Erschütterung. Bei den Wiederkäuern weichen durch das Fallen auf die aufgesetzten Füße die Zehen auseinander. Die Kraft des Stoßes bis zum Rumpf hin wird an den Hinterbeinen durch die schiefe Uebereinanderlagerung der Extremitäten, durch die Winkel, welche die einzelnen Knochen mit einander bilden, gebrochen, an der vorderen Extremität durch die Weichteile (Muskeln und Fascien), welche die alleinige Verbindung zwischen den Vorderextremitäten und dem Rumpf herstellen. Ebenso dienen die überknorpelten Gelenkflächen dazu, den Stoß abzuschwächen, ferner das starke Fettpolster an den Sohlen der Sohlengänger, an den Zehenballen der Zehengänger, an den Strahlenkissen der Huftiere u. A. Bei den Vierfüßlern alternieren regelmäßig zwei Beine: auf ein Hinterbein folgt ein Vorderbein, und erst dann wieder ein Hinterbein. Es werden beim Schritt z. B. der Reihe nach aufgesetzt: rechtes Vorderbein, linkes Hinterbein, linkes Vorderbein, rechtes Hinterbein. Im Momente, in welchem ein Hinterfuß nach der Vollführung seiner Pendelschwingung auf den Boden niederkommt, ist er schief von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet (wie AD, Fig. 72). Nun erfolgt nach Le Hello durch aktive Winkelbewegung in

der Hüfte eine Drehung des Beins mit dem Rumpf um den aufstehenden Huf als Drehpunkt, daher das Bein zunächst in die Vertikale, wie BD, dann in die Lage CD gelangt und somit eine Vorwärtsbewegung des Schwerpunktes resultiert, und wenn das Bein schräg von oben und vorn nach hinten und unten steht, wird es durch eine energische Zusammenziehung der Streckmuskeln kraftvoll abgestoßen. Darauf folgt eine kleine Beugung, durch welche die nun etwas verkürzte Extremität sich vom Boden loslöst und, da sie sich nicht vertikal, sondern schief hinter ihrem Aufhängepunkte im Hüftgelenk befindet, als Pendel vorwärts schwingen muß. Hierbei ist das sogen. „Wechselgelenk" am Sprungbein des Pferdes von Bedeutung. Die starken Seitenbänder sind exzentrisch angeheftet, sodaß nur Beuge- und Streckstellung Ruhelagen des Gelenkes sind, während in Mittelstellung die Bänder angespannt werden. Das Gelenk schnappt daher aus der gestreckten in die gebeugte Lage, um in dieser zu pendeln.

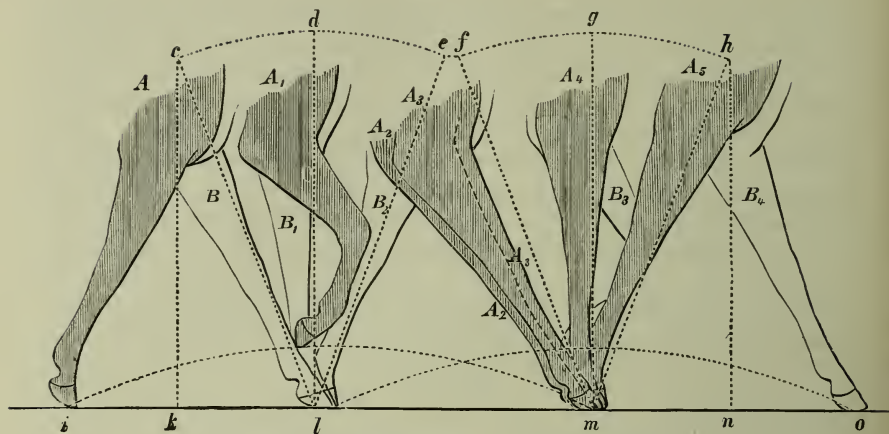
Fig. 72.



Das stützende und abstoßende Hinterbein des Pferdes.

Während das Hinterbein seine Schwingungen ausführt, schwingt gleichzeitig das Vorderbein der abgestoßenen Seite. Die Bewegung des Vorderbeins muß beginnen, sobald das abstoßende Hinterbein etwa in die vertikale Stellung (B D, Fig. 72) gelangt ist. Durch die Vorwärtsbewegung des Rumpfes seitens des abstoßenden Hinterbeins wird der Aufhängepunkt des Vorderbeins verändert, dadurch kommt das Vorderbein in die Stellung von vorn und oben nach hinten und unten (Fig. 73, A) und braucht dann nur vom Boden abgehoben zu werden, um in der Richtung, in welcher der Rumpf schwingt, nach vorn sich zu bewegen, ist also in der vertikalen (Fig. 73, A_1), wenn das Hinterbein auf den Boden zu kommen sich anschickt. Sobald das Vorderbein in die Vertikale gelangt ist, stößt sich das andere Hinterbein ab. Die Pendelschwingungen, die das aufgehobene und ausschreitende Vorderbein macht, während sein Aufhängepunkt am Rumpf mit diesem von c nach e vorwärts

Fig. 73.



Ausschreitendes und stützendes Vorderbein des Pferdes.

geschoben wird, sind durch die Stellung A, A_1, A_2 wiedergegeben, der Moment des Niederkommens dieses Vorderbeins mit A_2 und die nunmehr folgende Drehung dieses auf den Boden sich stützenden Vorderbeins, während sein Aufhängepunkt am Rumpf nach und nach von e über f und g nach h vorwärts schwingt, mit A_3, A_4, A_5. Ist das Vorderbein in die Stellung A_5 gelangt, so braucht es nur aufgehoben zu werden, um von neuem zu schwingen, wieder in die Stellung A_1, A_2 zu kommen u. s. f. Im Momente des Aufhebens und Niedersetzens ist der ausschreitende Vorderfuß gestreckt, während des Schwingens leicht gebeugt.

Beim Vierfüßler nennt man Schritt die Entfernung zwischen den Fußspuren desselben Fußes, also die Entfernung vom Niederkommen des Fußes bis zum nächstfolgenden Niederkommen desselben Fußes. Der Schritt der Vierfüßler ist mithin doppelt so weit als der des Menschen angenommen (S. 397). Beim Schritt stützen abwechselnd das eine Mal ein gleichseitiges Fußpaar, das andere Mal ein diagonales Fußpaar den Körper: der Schwerpunkt wird also zunächst nach der einen Seite verlegt, kommt dann nach der Mitte zurück u. s. f. Die Dauer des Schrittes ist abhängig von der Schwingungsdauer der Beine. Je höher ein Tier sein Bein hebt, desto kürzer ist das Pendel, desto schneller wird es schwingen. Je tiefer also ein Tier sein Bein hängen läßt, desto länger dauert sein Schritt. Damit die Schwingung zu Stande kommt, muß durch eine kleine Beugung das Bein vom Boden losgelöst werden. Die Schrittlänge schwankt nur um die Hälfte der mittleren Größe, beim Pferde beträgt sie rund $1^2/_3$ m; wird der Schritt schnell, so erlangt er die Größe der durch die Extremitäten umgrenzten Unterstützungsfläche; ist er kleiner, wie z. B. beim Last ziehenden Pferde, so beträgt er nur 0·5 bis 0·8 m.

Eine Sonderart der Schrittbewegung ist der Paßgang. Diesen zeigen Dromedare, Giraffen, seltener Rinder, noch seltener Pferde und nur ab und zu sehr große Hunde; er ist nicht gerade selten bei ganz jungen und schwachen Tieren. Bei der Paßbewegung schwingen die beiden gleichseitigen Beine gleichzeitig; es findet also ein regelmäßiger Wechsel zwischen den Schwingungen des einen gleichseitigen Fußpaares und des anderen statt; dadurch wird der

Schwerpunkt abwechselnd von rechts nach links verlegt und umgekehrt. Die Länge des Schrittes ist bei der Paß- und Schrittbewegung dieselbe. Die größere Geschwindigkeit des Ganges wird dadurch erreicht, daß die Zeit erspart wird, welche der Schwingungsdauer eines Beines entspricht, da jede Seite je $^1/_4$ der Zeit spart. Für den Reiter hat die Paßbewegung die Unannehmlichkeit, daß er abwechselnd von der einen Seite nach der anderen hinübergeworfen wird.

Lauf des Menschen. Beim Gehen des Menschen gibt es (S. 397) zwei Zeitabschnitte, während deren beide Beine auf dem Boden aufstehen, und nur einen Zeitabschnitt, in welchem ein Bein aufsteht. Beim Laufen (Fig. 74) gibt es nun eine Phase,

Fig. 74.

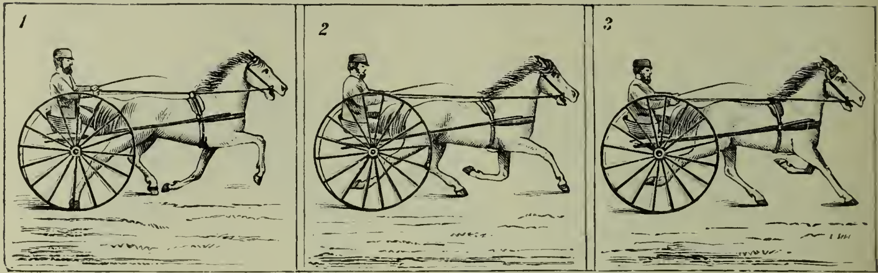


Photographische Momentbilder eines Läufers, nach Marey.

wo das eine Bein bereits vom Boden abgelöst ist, während das andere noch schwingt, wo also beide Beine gleichzeitig in der Luft schweben (II, V, VIII): dieser Zeitabschnitt ist bei mäßiger Laufgeschwindigkeit viel kürzer als derjenige, während dessen je ein Bein auf dem Boden ist (I, VI, VII, bezw. III, IV, IX). Je schneller der Lauf, desto längere Zeit schwebt der Körper in der Luft. Infolge der kräftigen Streckung der Beine wird dem Körper eine starke Propulsion erteilt, er wird gewissermaßen durch die Luft geworfen. (In Fig. 74 entspricht jedes Einzelbild $^1/_{10}$ Sekunden, sodaß, laut der auf der Grundlinie angebrachten Maßteilung in Metern, pro Sekunde 3 m durchlaufen werden.)

Trab der Tiere. Dasselbe, was der Lauf beim Menschen, ist der Trab, den insbesondere Pferde zeigen, seltener Rindvieh oder andere Vierfüßler. Gleichzeitig mit dem stoßenden Hinterbein (Fig. 75, 1) vollzieht die gleiche Bewegung das diagonale Vorderbein. Jedesmal vergeht aber eine gewisse Zeit zwischen dem Momente, wo z. B. das rechte Hinterbein sich abgestoßen hat (1) und das linke auf den Boden kommt (3). Die Schwingung des diagonalen Fußpaares beginnt schon, während das andere noch nicht zu Boden gekommen ist. Die Zeit, während deren der Körper in der Luft schwebt (2), ist verschieden lang. Während sie bei sehr kurzem Trab fast Null ist, stößt bei sehr raschem

Fig. 75.



Trab.

Trab das zweite Fußpaar bereits ab, wenn das erste in die Vertikalstellung gelangt ist. Beim gewöhnlichen Trab währt nach Marey die Dauer des Auftretens durchschnittlich doppelt so lange, als die Zeit, während deren der Körper in der Luft schwebt. Jeder Schritt ist beim Trab etwa $2^2/_3$ m lang. Die Schnelligkeit beim Trab der Pferde ist im Durchschnitt 3—4 m in der Sekunde, doch kann sie bei guten Trabern doppelt und dreimal so groß werden.

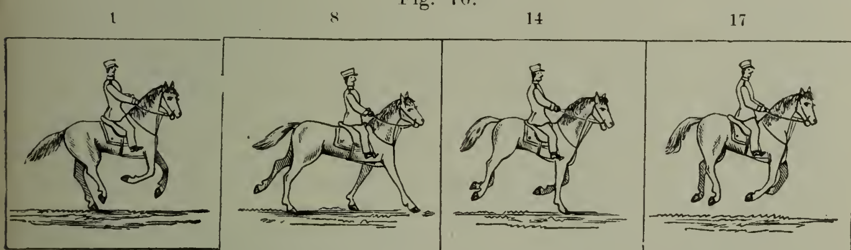
Sprung des Menschen. Viel länger kann der Körper in Bewegung sein und einen größeren Raum durchmessen, während er in der Luft schwebt, beim Sprung. Es braucht nur die Geschwindigkeit, mit der die kraftvoll gestreckten Beine den Körper abstoßen oder richtiger emporschnellen, größer zu sein, als bei den bisher betrachteten Bewegungen. Ein Sprung braucht keine Progressivbewegung zu sein: er kann auch auf der Stelle geschehen: man braucht nur während des Abstoßens den Schwerpunkt vertikal zu tragen, also in gerader aufrechter Haltung sich abzustoßen. Legt man den Rumpf und damit den Schwerpunkt etwas nach vorn, so kommt es zugleich zu einer Progressivbewegung und zwar zu einer um so ausgedehnteren, je mehr der Rumpf nach vorn gelegt ist. Der Wurf ist also um so beträchtlicher, je schiefer die Beine zum Rumpf stehen, wie dies beim Ansprung der Fall ist, wo nur das eine Bein möglichst schief zum Rumpf gestellt wird. Beim Sprung mit Progression wird zugleich dem Körper eine Drehbewegung um eine quere Axe erteilt, sodaß er, wenn er anfänglich nach vorn geneigt war, sich rückwärts geneigt wieder auffängt (Kohlrausch).

Carrière der Tiere. Kein Tier kann springen, wenn es sich nicht aufrichtet. Je mehr sich die Längsachse des Rumpfes der Längsachse des stoßenden Hinterbeins nähert, desto größer wird die werfende Kraft des Beines, der Wurf des Rumpfes. Der Winkel zwischen Hinterbein und Rumpf kann also sofort größer gemacht werden, wenn das Tier sich mit den Vorderbeinen in die Höhe richtet, sodaß die Rumpfachse möglichst in die Verlängerung der Hinterbeinachse fällt. Mit Hilfe der Rückenmuskeln (M. longissimus dorsi und dessen vorderen und hinteren Verlängerungen, dem Spinalis und Semispinalis dorsi; den Glutaei mit dem Biceps femoris) wird der Rumpf aufgerichtet. Es folgen bei der Sprungbewegung auf einander: Erhebung der Vorderbeine mit Auf-

richtung des Rumpfes und kraftvolle Abstoßung der Hinterbeine. Bei der Carrière der Vierfüßler findet eine progressive Sprungbewegung statt. Durch gleichzeitige energische Streckung beider Vorderbeine wird das Vorderteil in die Höhe geschnellt, kurz danach strecken sich beide Hinterbeine, stoßen sich kraftvoll ab, sodaß der Rumpf durch die Luft geworfen wird, dann schlagen beide Hinterbeine gleichzeitig auf; zu gleicher Zeit wird das Vorderteil durch die sich energisch streckenden Vorderbeine wieder in die Höhe geschnellt, dann stoßen sich die Hinterbeine von Neuem ab, und es kommt so wieder ein Wurf des Rumpfes durch die Luft zu Stande. Beim Sprunglauf hört man dementsprechend zwei Hufschläge, und zwar je einen Doppelhufschlag vom vorderen uud vom hinteren Beinpaar. Beim Pferde kommen stets die Hinterbeine wieder zuerst auf den Boden, ausgenommen beim Sprung über Hindernisse. Dagegen kommen Hasen, Hunde, Katzen beim Sprung zuerst mit den Vorderbeinen nieder. Die beim Sprunglauf mögliche Schnelligkeit ist außerordentlich groß, dabei kann günstigen Falles 1 km in wenig mehr als 1 Minute zurückgelegt werden.

Galopp der Tiere. Der schnelle Galopp oder Rennlauf ist derjenige, der eine möglichst rasche Progressivbewegung bewirkt. Bei der Betrachtung der Bewegung der Gliedmaßen beim Galopp geht man am besten von der Ruhestellung des Pferdes aus. Einem geübten Reiter fällt es tatsächlich nicht schwer, mit einem gut zugerittenen Pferde von der Stelle aus anzugaloppieren.

Fig. 76.



Galopp. 4 Bilder aus einer Serie von Momentaufnahmen von Anschütz.

Beim Rechtsgalopp würde das Pferd auf die geeignete Hülfe des Reiters hin zunächst das rechte Vorderbein erheben, sodann die linke Vordergliedmaße, unmittelbar darauf die rechte hintere. Die linke Hintergliedmaße stützt in diesem Momente allein (Fig. 76, 1). Durch Streckung der fußenden Extremität wird der Rumpf nach vorn bewegt und, während der linke Hinterfuß den Boden verläßt, zunächst von der rechten hinteren, unmittelbar darauf (beim Mittelgalopp fast gleichzeitig, beim kurzen resp. langen mit merklichem Zeitunterschied) von der linken vorderen Extremität aufgefangen (2). Zuletzt erreicht die rechte Vordergliedmaße wiederum den Boden, so daß man, mit Rücksicht auf die Fußfolge beim Erheben der Gliedmaßen vom Boden aus der Ruhelage bis zu dieser Bewegungsphase, sagen kann, die Gliedmaßen werden in umgekehrter Reihenfolge mit dem Boden in Berührung gebracht, als sie denselben verlassen haben. Hiermit ist aber ein vollständiger Galoppsprung noch nicht beendet. Nachdem die rechte Vordergliedmaße zum Stützbein geworden ist, nehmen auch die in Phase 2 stützenden diagonalen Extremitäten

Hangbeinstellung ein, der Rumpf wird nunmehr (3) ausschließlich von der rechten Vorderextremität getragen. Im nächsten Zeitmoment geht aber auch die letztere in Hangbeinstellung über. Infolge der Propulsion des Rumpfes schweben Roß und Reiter über den Boden dahin (4), wobei die Hinterextremitäten des Pferdes eine leichte Beugebewegung ausführen. Von den auf diese Weise der Schwerpunktslinie des Rumpfes genäherten Phalangen würden die des linken Hinterfußes in der anschließenden Bewegungsphase den Boden zunächst allein erreichen; damit ist die Ausgangshaltung von Phase 1 wiederhergestellt. Unter Wiederholung der Einzelbewegung von der Streckung des linken Hinterbeins und Ueberführung desselben in Hangbeinstellung, Fußen der diagonalen Gliedmaßen etc. erfolgt weiterhin der zweite Galoppsprung u.s.f. Beobachtet man ein bereits im Galopp befindliches Pferd, so wird in diesem Falle die Auffassung von der Fußfolge, konform den in den Figuren fixierten Bewegungen, eine andere als oben geschildert. Die linke hintere abstoßende Extremität, die den Boden zuerst verlassen hat (2), fußt nach Vollführung eines Galoppsprunges auch wieder zuerst, aus der Schwebestellung auf demselben ankommend. In diesem Sinne ist man zu dem Ausspruch berechtigt: die Gliedmaßen erreichen den Fußboden in derselben Reihenfolge, wie sie denselben verlassen haben. Der gewaltige Stoß, den die Extremitäten beim Galopp durch das Auffallen der durch die Luft geworfenen Körperlast bekommen, wird dadurch gemildert, daß er durch das nacheinander erfolgende Aufschlagen der Füße (daher man beim Galopp 3 Hufschläge hört) gleichsam in Bruchteile zerlegt wird. Bei dem eben geschilderten Mittelgalopp (auch Schul- oder Exerziergalopp genannt) beträgt die Schnelligkeit der Bewegung 3—4 m in der Sekunde. Die gleiche Ausführung der verschiedenen Bewegungsphasen, nur in wesentlich schnellerem Tempo charakterisiert den schnellen (Renn- oder Jagd-) Galopp. Beim Jagdgalopp durchmißt ein gutes Pferd 17 m in der Sekunde, also 1 km in $1^1/_2$ Minuten; die Weglänge von 12 m ist auf 2 Galoppsprünge verteilt. Die besten Rennpferde bringen es auf 20 m in der Sekunde, legen also 1 km in knapp einer Minute zurück.

Rückwärtsgehen. Beim Rückwärtsgehen muß der Schwerpunkt des Tieres von vorn nach hinten verlegt werden. Zum Rückwärtsgehen ist, streng genommen, nur der Mensch eingerichtet; da er sich nur auf die Unterextremitäten stützt, bedarf es einfach einer Verlegung des Schwerpunktes nach hinten durch mäßiges Rückwärtsbeugen des Rumpfes, damit die abstoßenden Beine die Rückwärtsbewegung bewirken. Bei den Vierfüßlern kann diese Verschiebung nur bewirkt werden durch eine Kraft, die im Sinne der Bewegungsrichtung hinter dem Schwerpunkte angreift: die Vorderextremitäten; diese strecken sich nach hinten, stemmen sich gegen den Boden und verschieben dadurch den Rumpf nach hinten. Da die Vorderbeine weder vermöge ihrer Knochenanordnung noch ihrer Muskelkraft geeignet sind, der Körperlast den erforderlichen Impuls zu geben, ist das Rückwärtsgehen für die Tiere sehr anstrengend, und dies um so mehr, als die Vorderbeine mit dem Rumpf nur durch Weichteile (Muskeln und Fascien) verbunden sind (S. 393): daher die seitlichen Abweichungen des Rumpfes bei der Rückwärtsbewegung. Die Last des Körpers wird hauptsächlich

von den Hinterbeinen getragen. Die Kontraktion der Rückenstrecker macht die bewegliche Wirbelsäule zu einem steifen Stabe und erleichtert dadurch den Vorderbeinen die Verschiebung des Rumpfes: es werden daher bei dieser Gangart die Rücken-, Kreuz- und Lendenmuskeln dauernd angestrengt.

Schwimmen: Alle Gewebe und Organe sind spezifisch schwerer als das Wasser, das Fett ausgenommen. Das mittlere spezifische Gewicht des Körpers beträgt etwa 1·030. Es wird um so kleiner werden, je mehr Luft in den Lungen ist. Das Haushalten mit dem Atem ist daher von größter Bedeutung für das Schwimmen. Beim ruhigen Liegen auf dem Rücken, wobei fast nur Mund und Nase sich über dem Wasser befinden, bedarf es zum Verhindern des Untersinkens nur mäßig stoßender Bewegungen der Hände nach unten. Wird, wie beim Schwimmen auf dem Bauch, der Kopf über Wasser gehalten, so resultiert eine etwas größere spez. Schwere des unter Wasser befindlichen Körpers, daher es zum Verhindern des Untersinkens stärkerer stoßender Bewegungen der Arme nach unten (mit nachfolgender Anziehung der Ellbogen an den Leib) bedarf. Das Schwimmen als Fortbewegung beruht auf demselben Prinzip wie die Ortsverschiebung bei der Flimmerbewegung (S. 335). Es werden ungleich schnelle Bewegungen ausgeführt; die Bewegungen mit größerer Geschwindigkeit schieben den Körper fort. Der Erfolg der Schwimmbewegungen hängt also von der Geschwindigkeit ab; dies ist das Grundprinzip der Mechanik der Schwimmbewegungen (R. du Bois-Reymond). Da der Widerstand des Wassers annähernd mit dem Quadrat der Geschwindigkeit wächst, so findet die Fläche der Füße, so klein sie ist, doch, wenn sie nur mit genügender Geschwindigkeit nach hinten gestoßen wird, einen Widerstand, der den des viel größeren Rumpfes übersteigt. Daraus resultiert, daß die Füße an der Stelle verbleiben, der Rumpf hingegen nach vorwärts rückt. Die vielfach verbreitete Anschauung, daß durch das Zusammenschlagen der Schenkel eine Wassermasse nach hinten geworfen wird, deren Rückstoß den Körper nach vorn treibt, ist falsch. Nicht die Form, sondern die Schnelligkeit der Bewegungen ist maßgebend. Wegen der Geschwindigkeit, mit der die schweren Gliedmaßen bewegt werden müssen, und wegen des großen Widerstandes, den das Wasser ihnen dabei bietet, ist das Schwimmen mit großer Anstrengung verknüpft. Bei einer solchen nimmt aber die Atmung an Frequenz und Tiefe zu (S. 113); in diesem Fall findet die verstärkte Atemtätigkeit gegen den Wasserdruck statt. Die dadurch bewirkte Belastung des Brustkorbes erhöht die Arbeit der Atemmuskulatur selbst schon bei dem im Wasser ruhenden Körper. Diese besondere Inanspruchnahme der Atmungsarbeit ist, wie R. du Bois-Reymond hervorgehoben, auch abgesehen vom Schwimmen, eine Eigentümlichkeit des Bades. Hierzu kommen beim Bade und also auch beim Schwimmen noch die thermischen und ev. chemischen Wirkungen des Wassers. Grosse Säuger wie Pferde schwimmen noch leichter als der Mensch, weil die spezifische Schwere ihres Körpers infolge des großen Luftvolumens in der Lunge nur wenig größer als die des Wassers ist; die rasche Bewegung der Gliedmaßen ermöglicht eine schnelle Vorwärtsbewegung. Kleine Säuger, wie Hunde, deren spezifisches Gewicht dem des Menschen näher kommt, bewegen sich mit den vier Extremitäten durch das Wasser gleichsam gehend oder rudernd.

Tragen und Ziehen von Lasten. Beim Reiten tragen die Tiere die Last des Reiters; es ist also diese Verwendung nur eine Abart des gewöhnlichen

Lasttragens auf dem Rücken. Dass die Last des Reiters sich in verschiedenem Grade auf Vorder- und Hinterbeine verteilt, ist bereits erörtert worden (S. 394). Festigkeit, Kürze und möglichste Konvexität des Rücken und Lendenteils der Wirbelsäule begünstigen die Tragkraft. Damit hängt es wohl auch zusammen, daß Maultiere im Verhältnis zu ihrer Körpergröße schwerere Lasten zu tragen im Stande sind als z. B, Pferde. Daß die Last geeignet verteilt sein und nicht gerade etwa auf solche Stellen wirken darf, wo scharfe Knochenteile unmittelbar unter der Haut liegen, ist selbstverständlich. Im Uebrigen erfolgt die Bewegung des belasteten Körpers ebenso wie die des unbelasteten, nur daß sich nach der Größe der Last, die fortzubewegen ist, die Geschwindigkeit der Bewegung entsprechend verringert. Befindet sich die Last hinter dem Tiere, so ist zur Fortbewegung der Last eine Zugleistung erforderlich. Beim Sielengeschirr zieht die Last an einem breiten, der Brust sich anschließenden Riemen, beim Kummet an einem starren Ring, der auf dem hinteren Teile des Halses vor den Schulterblättern ruht. In beiden Fällen kommt es darauf hinaus, als wäre die Last vor die Brust des Tieres gestellt und müßte bei der Bewegung des Tieres vorwärts geschoben werden; demnach besteht die Arbeit eines Last ziehenden Tieres im Vorwärtsschieben der vor dessen Brust befindlichen Last. Nun kann man sich das Gewicht des Körpers und der Last als eine vereinigte Last denken, deren gemeinschaftlicher Schwerpunkt um so mehr nach vorn, in die Last hineinrückt, je größer die letztere ist. Da nun die Vorderbeine sich hinter dem zu schiebenden gemeinschaftlichen Schwerpunkte befinden, so können auch hier die Vorderbeine, wenn sie sich strecken, stoßen. Nur wird die Wirkung der Vorderbeine, weil sie nicht fest mit dem Rumpf verbunden sind und schwächere Streckmuskeln haben, nicht so groß sein, als die der Hinterbeine. Die der Bewegung erteilte Geschwindigkeit verteilt sich auf Körper und Last, also auf den stoßenden und gestoßenen Körper. Nun lehrt die Physik, daß, wenn ein bewegter unelastischer Körper auf einen ruhenden unelastischen Körper stößt, sich beide, wofern ihre Masse gleich ist, nach dem Stoß weiter mit der halben Geschwindigkeit und in der Richtung des stoßenden bewegen; bei ungleichen Massen findet eine Bewegung beider in der Richtung des stoßenden mit gleicher Geschwindigkeit statt, deren Größe vom Verhältniß der Maße des stoßenden zu dem gestoßenen Körper abhängt, und zwar um so kleiner wird, je größer die Masse des zu stoßenden Körpers ist und, letzteren als gleich angenommen, um so größer, je größer die Masse des stoßenden Körpers ist, daher ist beim Lastziehen auch das Gewicht des den Zug leistenden Tieres von wesentlicher Bedeutung. Je schwerer das Tier ist, das zur Zugleistung verwendet wird, desto schneller wird unter sonst gleichen Bedingungen die Last bewegt.

Stimme und Sprache.

Der mit einer gewissen Kraft durch den Kehlkopf der Tiere getriebene Exspirationstrom erzeugt Töne, deren Zahl, Stärke und Klangfarbe bei den verschiedenen Tieren außerordentlich variiert. und deren Gesamtheit die Stimme der Tiere bildet.

Jeder pendelartig schwingende Körper erregt in den ihn umgebenden elastischen Medien (gewöhnliche Luft) eine Wellenbewegung, die Schallwellen, d. h. abwechselnde Verdünnungen und Verdichtungen (der Luft), die, zu unserem

Ohr fortgepflanzt, uns die Empfindung des Schalles hervorbringen. Erfolgen die Schwingungen eines elastischen Körpers regelmäßig periodisch mit einer gewissen Geschwindigkeit, so haben wir die Empfindung des Tones, erfolgen sie unregelmäßig aperiodisch, so haben wir die Empfindung eines Geräusches. Der Ton ist um so höher, je größer die Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ist; er ist um so intensiver, je stärker die Ausbiegungen, die Schwingungsamplitude der Schallwellen ist. Unter Klangfarbe oder Timbre versteht man die Eigentümlichkeit, durch die sich, bei gleicher Höhe und Stärke, der Ton verschiedener Instrumente in charakteristischer Weise unterscheidet, und diese Eigentümlichkeit besteht darin, daß mit jedem Ton unserer musikalischen Instrumente (dem sog. Grundton) immer eine Zahl von bestimmten höheren Tönen, sog. Obertönen oder Partialtönen mitklingen, deren Schwingungszahl zu der des Grundtons im einfachen Verhältnisse der Zahlenreihe steht; die Zahl und Stärke der Obertöne bei verschiedenen Instrumenten sind verschieden und erzeugen dadurch die charakteristische „Klangfarbe“ jedes Instruments.

Das Stimmorgan der Tiere, der Kehlkopf, ist einer Zungenpfeife vergleichbar, und zwar sind die „Stimmlippen“ (Ligg. thyreo-arytaenoidea inf.) die Zungen dieses Zungenwerks. Wenn ein Luftstrom durch eine Oeffnung hervordringt, die durch die Schwingungen einer elastischen Platte, „Zunge“, in regelmäßigen Intervallen geschlossen und wieder geöffnet wird, so entsteht infolge der bei jedem Freiwerden der Oeffnung erzeugten Luftstöße ein Ton, der von der Schwingungsdauer der federnden Zunge abhängig ist. Dieselbe Wirkung, die bei den gewöhnlichen Zungenpfeifen (z. B. Klarinette, Mundharmonika) durch eine starre elastische Zunge hervorgebracht wird, kann auch durch membranöse elastische Platten erzeugt werden, welche die Lippen eines schmalen Spaltes bilden und durch ihre Schwingungen den Spalt abwechselnd öffnen und schließen, „membranöse Zungenpfeifen“. Die die Exspirationsluft austreibenden Lungen repräsentieren: den Blasebalg, die die Luft zuführende Luftröhre: die Windlade, der Kehlkopf: die eigentliche membranöse Zungenpfeife, die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle: das Ansatzrohr der Zungenpfeife.

Es ist auch möglich inspiratorisch Stimme zu geben und zu sprechen; in den indogermanischen Sprachen werden diese Laute gewöhnlich nicht verwendet. In den südafrikanischen Sprachen kommen vielfach Schnalzlaute oder besser Sauglaute (Chladni; engl. clicks) vor, z. B. der erste Laut in Cetewayo, (Name des Zulukönigs), besonders im Sessuto.

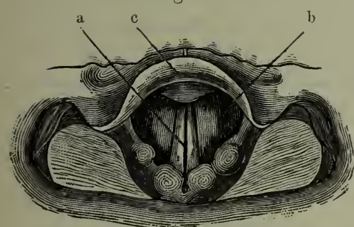
Beobachtungen an lebenden Menschen und Tieren sowie Versuche an ausgeschnittenen Kehlköpfen menschlicher Leichen oder frisch getöteter Tiere lehren, daß die Töne nur infolge der Schwingungen der (unteren wahren) Stimmbänder, „Stimmlippen“, und weder unter noch über ihnen gebildet werden. Legt man an der Luftröhre unter den Stimmlippen eine Oeffnung an, so hört die Stimme auf; über den Stimmlippen ist das gleiche Verfahren auf die Stimmbildung selbst ohne Einfluß. Johannes Müller (1839) hat gezeigt, daß ein auf die wahren Stimmbänder reduzierter Kehl-

kopf, von unten angeblasen, noch imstande ist, Töne zu erzeugen. Doch müssen für die Stimmbildung, „Phonation", zwei wesentliche Bedingungen erfüllt sein. Einmal muß der Exspirationstrom an den Stimmlippen ein Hindernis für sein Entweichen aus dem Kehlkopf finden, d. h. die Stimmlippen müssen so genähert sein, daß die zwischen ihnen gelegene Oeffnung, die Stimmritze, zu einem feinen schmalen Spalt verengt ist, und zweitens müssen sie selbst so gespannt sein, daß sie vom andringenden Luftstrom in Schwingungen versetzt werden, durch welche der kontinuierliche Luftstrom rhythmisch unterbrochen wird. Das wesentlich Tönende sind diese rhythmischen Luftstöße (wie bei der Lochsirene).

Während man früher zur Beobachtung der Stimmritze und der bei der Stimmgebung in Betracht kommenden Vorgänge an den Stimmlippen auf die Untersuchung ausgeschnittener Kehlköpfe von Menschen oder Tieren angewiesen war, bei denen die Muskelwirkung durch passend angebrachte Gewichte ersetzt wurde, wie dies zuerst in den grundlegenden Versuchen von J. Müller geschehen ist, können seit der Entdeckung des Kehlkopfspiegels durch den Gesanglehrer Garcia (1855) die Stimmlippen am lebenden Menschen direkt beobachtet werden. Der Kehlkopfspiegel besteht im Wesentlichen aus einem in der Mitte durchlöcherten Hohlspiegel, der das Licht, entweder direktes Sonnenlicht oder besser das einer hellen Lampe, in den weit geöffneten Rachen des zu Untersuchenden wirft. In den Rachen wird nun ein mit langer Handhabe versehener kleiner runder Metall- oder Glasspiegel so eingeführt, daß er das in den Rachen hineingeworfene Licht nach dem Kehlkopf reflektiert, dessen Bild der Beobachter durch die centrale Oeffnung des Beobachtungspiegels betrachtet. Diese Untersuchungsmethode des Kehlkopfs, „Laryngoskopie", wurde von Türck (1857), unabhängig von Garcia, wieder erfunden und gewann durch Czermak's Bemühungen Verbreitung. Unsere Kenntnisse, besonders über das Verhalten der Stimmlippen bei der Stimmgebung, sind dadurch wesentlich geklärt und gesichert worden. Zur Beobachtung der Stimmbandschwingungen verbindet man nach Mach, Oertel u.a. den Kehlkopfspiegel mit einer stroboskopischen Vorrichtung.— Neuerdings haben auch beim Pferde, bei dem das tief hinabreichende Gaumensegel sich bislang als ein schweres Hindernis erwiesen hatte, Polansky und Schindelka die Laryngoskopie anwenden gelehrt. Bei lebenden Hunden und Katzen kann man nach Longet nach weitem Aufsperren der Maul- und Rachenhöhle und Hervorziehen der Zunge den Kehlkopf ohne Spiegel direkt betrachten, wofern man mit einem scharfen Häkchen den Kehldeckel aufrichtet.

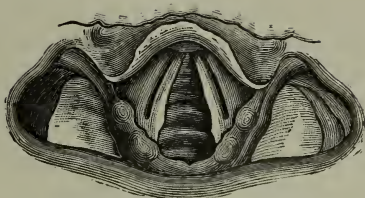
Die aus elastischem Gewebe bestehenden und mit (der hier Pflasterepithel tragenden) Schleimhaut überzogenen Stimmbänder ziehen von der hinteren Fläche des Schildknorpels zur vorderen Kante der Gießbeckenknorpel. Der dazwischen gelegene Spalt, die Stimmritze, besteht aus zwei Abschnitten, einem vorderen, zwischen den eigentlichen Stimmbändern gelegenen: Glottis intermembranacea, und einem hinteren, zwischen der medialen Basiskante der Gießbeckenknorpel gelegenen: Glottis intercartilaginea. Den letzteren hat man fälschlich Atemritze genannt; das Atmen geschicht aber durch die ganze geöffnete Stimmritze. Beim Einatmen wird die Oeffnung zwischen den Stimmbändern, insbesondere der hintere Ab-

Fig. 77.



Kehlkopfbild beim Anlauten.
a wahres, b falsches Stimmband. c Kehldeckel.

Fig. 78.



Kehlkopfbild beim Einatmen.

schnitt, etwas erweitert (Fig. 78), beim Ausatmen etwas verengert. Sobald aber Stimmgebung stattfinden soll, wird die Stimmritze geschlossen (Fig. 77). Der Schildknorpel und die Gießbeckenknorpel sind mit dem Ringknorpel gelenkig verbunden und zwar derart, daß der Ringknorpel der Platte des Schildknorpels um eine frontale durch die Gelenke am Schildknorpel gehende Achse genähert resp. von ihr entfernt und damit die Stimmlippen gespannt oder entspannt werden können. Die pyramidenförmigen Giesbeckenknorpel, „Stellknorpel", mit ihrer Basis auf dem Ringknorpel stehend drehen sich auf ihm nach Will um eine schräg nach vorn und unten gestellte Achse, und bilden mit ihm ein Charniergelenk (S. 380). Es findet einmal Rotation um die Achse des Vollzylinders (Gelenkfläche auf dem Ringknorpel) statt: dadurch wird der Proc. vocalis nach oben und außen bewegt (Erweiterung der Stimmritze, umgekehrt Verengerung), zweitens findet eine geringe Gleitbewegung in der Richtung des Vollzylinders statt, wodurch die Oeffnung bezw. Schließung noch ausgiebiger wird. Schließlich kommt es auch zu einer Rotation um die Längsachse der Pyramide, wodurch die Proc. vocales am günstigten ab- und adduziert werden.

Funktion der Kehlkopfmuskeln. Der M. crico-thyreoideus dreht bei seiner Zusammenziehung die vordere Partie des Ringknorpels aufwärts, die hintere Partie (die Ringknorpelplatte) ab- und rückwärts, während der Schildknorpel durch die an ihn sich heftenden Muskeln (M. hyothyreoideus, sternothyreoideus, constrictor pharyngis inf.) fixiert wird; dadurch werden die auf der hinteren Fläche des Ringknorpels aufsitzenden und durch Ligamente fixierten Gießbeckenknorpel und somit auch die Stimmbänder nach hinten und unten gezogen, die letzteren also verlängert und stärker gespannt. Nun gibt eine gespannte Membran einen höheren Ton als eine minder gespannte, eine längere aber einen tieferen Ton als eine kürzere: es wirken sich hier also Verlängerung und Spannung entgegen. Da aber die letztere schneller wächst als die erstere, so wird in der Tat durch die Tätigkeit des M. crico-thyreoideus die Stimme höher.

Derjenige Muskel, welcher die Stimmbänder schlaffer macht, wird die Stimme vertiefen. Dazu dient der M. thyreo-arytaenoideus externus, der Antagonist des vorigen, der im Vereinigungs-

winkel der Schildknorpelplatten entspringt und in schräger Richtung zur lateralen Kante des Aryknorpels zieht: medianwärts geht er. ohne Unterbrechung in den M. thyreo-arytaen. int. oder vocalis über, der in der Stimmlippe selbst liegt, dachartig überdeckt vom Lig. vocale. Mit ihm zusammen bildet er streng genommen nur den inneren Anteil des die Stimmritze im Bogen umfassenden Crico-thyreo-arytaenoideus. Kontrahiert sich der M. thyreo-arytaen. ext. allein oder zusammen mit dem M. vocalis, so nähern sich die Ansatzpunkte der Stimmbänder, sie werden entspannt.

Der M. vocalis verengt außerdem durch die medianwärts von ihm vorgewölbten Stimmbandränder die Stimmritze; ferner soll er, was wichtiger ist, der Masse der Stimmbänder eine für die Schwingung günstige Stellung und Form, sowie die nötige innere Spannung und Festigkeit geben. Jedenfalls ist seine Funktion eine sehr komplizierte und trotz mannigfacher Untersuchungen (Jacobson, Wyllie, Neumann) nicht ganz aufgeklärt.

Die Mm. crico-arytaenoidei postici (von der hinteren Fläche des hinteren Halbringes des Ringknorpels schräg lateral- und aufwärts zur äußeren Kante der Gießbeckenknorpel) drehen die äußere Kante der Gießbeckenknorpel nach hinten und auswärts, und erweitern dadurch die Stimmritze zu einem rhomboidalen Spalt.

Die Mm. crico-arytaenoidei laterales (vom oberen Rande der Seitenteile des Ringknorpels schräg nach hinten und oben zum Muskelfortsatz ziehend und den äußeren Teil des M. crico-thyreo-arytaenoideus darstellend) können zusammen mit dem M. thyreo-arytaenoideus wirken; dann sind sie Antagonisten der vorhergehenden und verengern die Stimmritze; sie können aber auch synergistisch mit dem Crico-arytaenoideus posticus wirken, dann öffnen sie die Stimmritze.

Die Mm. arytaenoidei transversi et obliqui (auf der hinteren Fläche der Gießbeckenknorpel) nähern die beiden Gießbeckenknorpel, verengern damit die Stimmritze, namentlich in ihrem hinteren Teil; beim Zusammenwirken dieser mit den Mm. thyreo-arytaenoidei ist sowohl die Stimm- als die Atemritze vollständig geschlossen. Sie können aber auch mit den Crico-arytaenoidei postici zusammen wirken, dann drehen sie den Gießbeckenknorpel mit seinem Muskelfortsatz nach außen und hinten: sie wirken dann als Oeffner der Stimmritze.

Mit Ausnahme des M. crico-thyreoideus, den der N. laryngeus sup. versorgt, werden alle übrigen Kehlkopfmuskeln vom N. laryngeus inf. s. recurrens innerviert, der also die Oeffner und Schließer versorgt. Nach Durchschneidung beider Nn. laryngei inf. wird, wie schon Galen (c. 130 n. Chr.) beim Schwein ermittelt hat, die Stimme klanglos und rauh; die Stimmbänder sind dann der Mittellinie genähert. Sensibler Nerv des Kehlkopfes ist der N. laryngeus sup.; doch enthält bei Kaninchen, Katze, Affe (nicht aber beim Hund) auch der Recurrens sensible Fasern für den Kehlkopf.

Bei tetanisierender Reizung des Recurrens ist die Wirkung auf Oeffner und Schließer je nach der Frequenz und Stärke bei demselben Tier und bei verschie-

denen Tieren bei derselben Reizart verschieden (Grützner, Hooper u. a.). Narkose, Absterben u. Aehnl. verändern wieder diese Resultate.

Das zentrale Wurzelgebiet der motorischen Kehlkopffasern bilden die 4 bis 5 untersten Vaguswurzeln; der Ursprungskern ist wahrscheinlich der Nucleus ambiguus Vagi (Fig. 92). Der Accessorius hat keine Beziehungen zur Kehlkopfinnervation (Grabower).

Druck bei der Stimmgebung. Soll Stimmgebung erfolgen, so muß zunächst die beim ruhigen Atmen geöffnete Stimmritze zu einem feinen, schmalen Spalt verengt werden, sodann müssen die Stimmlippen durch Kontraktion der Mm. crico-thyreoidei eine solche Spannung erlangen, daß sie schwingungsfähig werden. Kann infolge von Lähmung der Verengerer-Muskeln oder ihrer Nerven (N. recurrens) die Stimmritze nicht verengt werden, so erfolgt keine Stimmbildung, vielmehr kommt es nur zur Entstehung eines blasenden Geräusches. Endlich muß, wie bei jeder membranösen Zungenpfeife, der anblasende Luftstrom genügend kräftig sein, um nicht nur den fast geschlossenen Spalt der Stimmritze zu eröffnen, sondern auch die Stimmlippen selbst in Schwingungen zu versetzen. Hierfür genügt die Druckkraft des ruhigen Exspirationstromes (S. 116) nicht, vielmehr bedarf es dazu (Cagniard, Latour, Grützner) eines kräftigen Exspirationstoßes von mindestens 10—15 mm, bei lautem Rufen bis 75 mm Quecksilberdruck wie er nur unter Mithülfe der auxiliären Exspirationsmuskeln, in erster Linie der Bauchmuskeln (S. 111) zu stande kommt. Wird daher die Kraft des Exspirationstoßes dadurch gebrochen, daß die Luft infolge einer künstlich angelegten Oeffnung unterhalb der Stimmlippen zum Teil durch diese entweichen kann, so kommt es nicht zur Stimmbildung.

Die Höhe oder Tiefe der Stimme ist zunächst abhängig von der Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit. Je kürzer und schmäler eine Membran, desto häufiger kann sie in der Zeiteinheit schwingen, ebenso je stärker sie gespannt ist und je kräftiger sie angeblasen wird. Die Höhe des Tones wird also einmal von der Länge, dann von der Spannung der Stimmlippen und endlich von der Kraft des Exspirationstoßes abhängen. Daher begreift es sich, daß jüngere Tiere, die kürzere Stimmbänder besitzen, auch eine höhere Stimme haben als erwachsene. Die Länge der Stimmbänder in der Ruhe beträgt nach Grützner bei Knaben unter 14 Jahren etwa 11, bei Männern 18 mm. Ebenso werden Frauen, deren Stimmbänder in der Ruhe nur etwa 13 mm lang sind, eine höhere Stimme haben als Männer. Sobald mit Entwickelung der Mannbarkeit auch die Stimmbänder länger werden, vertieft sich die Stimme, „mutiert“. Daß durch die Tätigkeit der Mm. crico-thyreoidei, welche die Stimmbänder stärker spannen, der Ton höher wird, ist bereits angeführt worden (S. 410). Je stärker endlich die Stimmlippen angeblasen werden, desto höher wird der Ton; daher werden auch höhere Töne in der Regel mit stärkerem Anspruch, d. h. forte gegeben. Die Höhe des Tones kann bei Zungenpfeifen durch die Größe des Ansatzrohres vermittelst Interferenz der Schallwellen beein-

flußt werden: beim Kehlkopf ist aber das Ansatzrohr: Rachen-, Mund- und Nasenhöhle zu nachgiebig und unregelmäßig gestaltet, sodaß es keinen Einfluß auf die Höhe des Stimmtones hat, wohl aber, wie wir noch sehen werden, auf die Klangfarbe. Ebenso hat bei gleicher Spannung der Stimmlippen die größere oder geringere Enge der Stimmritze keinen wesentlichen Einfluß auf die Höhe des Tones, nur spricht bei weiter Stimmritze der Ton schwerer an und ist weniger klangvoll.

Soll ein Ton bei gleicher Höhe stärker oder lauter gesungen werden, so muß die Stärke des Anblasens, der Exspirationsdruck gesteigert werden. Da nun aber membranöse Zungen infolge stärkeren Anblasens zugleich auch schneller schwingen, also ihren Ton erhöhen, so muß, soll bei größerer Stärke des Tones seine Höhe unverändert bleiben, entsprechend der größeren Intensität des Anblasens auch die Spannung der Stimmbänder modifiziert, verringert werden. Es findet hier zwischen der Stärke des Luftstoßes und der Größe der Stimmbandspannung eine Kompensation statt. Man nennt diese nach J. Müller: die Kompensation der Kräfte am menschlichen Stimmorgan.

Auf der schnellen und sicheren Handhabung dieser Kompensation beruht (vorausgesetzt musikalisches Gehör) das Treffen der Töne und damit die Kunst des Gesanges.

Besondere Untersuchungen haben gezeigt, daß keine Stimme auf die Dauer den Ton genau halten kann. Ein Fehler von 0·3—1·5 Schwingungen auf 100 kommen bei den besten Sängern in ihren mittleren Stimmlagen vor. Auch der Stimmeinsatz erfolgt nur bis auf $^1/_8$ Ton ganz richtig, doch geschieht er im allgemeinen richtiger als das Aushalten des Tones. Das kleinste Intervall, das die menschliche Stimme beim Aufwärts- und Abwärtssingen bilden kann, beträgt nach Klündner höchstens etwa $^1/_4$ Ton, was allerdings für das musikalische Bedürfnis ausreicht.

Kehlkopf und Ansatzrohr. Ueber den Stimmlippen und zwischen diesen und den oberen oder falschen Stimmbändern liegen die Morgagni'schen Ventrikel. Ihre physiologische Bedeutung hat man darin gesucht, daß sie die Stimmlippen außen frei machen, damit sie ungehindert schwingen können. Doch sind sie wohl vielmehr als phylogenetische Reste der bei den Anthropoiden hier vorhandenen großen Resonanzräume (S. 415) anzusehen. Das schleimige Sekret der in den Ventrikeln und den falschen Stimmbändern angehäuften Drüsen dient dazu, die Stimmlippen zu befeuchten und sie so geschmeidig und leicht schwingbar zu erhalten. Das Ansatzrohr: die Rachen-, Nasen- und Mundhöhle hat bei verschiedenen Menschen eine verschiedene Gestaltung; daher jeder Mensch in seiner Stimme eine eigene Klangfarbe besitzt. Dies tritt umsomehr hervor, je mehr sich das Ansatzrohr an der Klangbildung beteiligt. Dies ist am meisten bei der Sprache der Fall, daher eine Person viel leichter beim Sprechen als beim Singen zu erkennen ist. Außerdem kann das Ansatzrohr durch Muskelwirkung, insbesondere des Gaumensegels und der Zunge, in der ausgiebigsten Weise verändert und dadurch auch der Klang ein und derselben

Stimme außerordentlich mannigfach verändert werden, sodaß sie bald hell, bald dumpf, bald schnarrend, bald näselnd erscheint. Daß auch auf Veränderungen der Konfiguration des Ansatzrohrs die Entstehung der verschiedenen Vokale zurückzuführen ist, werden wir gleich sehen (S. 416). Auf die Höhe des Tons hat dagegen das Ansatzrohr, wie erwähnt (S. 411), keinen Einfluß.

Die Epiglottis dient beim Menschen und den ihm nächststehenden Tieren zum Verschluß des Larynx und zwar nur mit ihrem unteren laryngealen Teil (Czermack, Passavant). Bei den meisten Säugern fällt dagegen der Epiglottis die entgegengesetzte Aufgabe zu: den Eingang zum Kehlkopf auch während der langdauernden Nahrungsaufnahme offen zu halten. Beim Menschen beeinflußt ferner die Epiglottis die Klangfarbe insofern, als sie beim Umlegen nach hinten auf die Stimmlippen den Klang dumpf, beim Aufrichten hell macht. Bei tiefen Tönen senkt sich auch die Epiglottis nach hinten, bei hohen hebt sie sich. Die falschen Stimmbänder sollen als Befeuchtungs- und Belastungsapparate der wahren Stimmbänder dienen; bei Lähmung derselben sollen sie auch zum teilweisen Ersatz eintreten. Der Kehlkopf steigt beim Singen, je höher die Töne sind, umsomehr in die Höhe; nach Barth findet dies nur beim Natursänger statt, beim geschulten Kunstsänger ist es gerade umgekehrt.

Stimmregister. Beim Singen können die Töne in ihren verschiedenen Höhenlagen auf verschiedene Weise hervorgebracht werden, sie ändern dadurch außer ihrer Höhe auch ihre Klangfarbe. Man unterscheidet daher wie bei den Orgelpfeifen verschiedene Register der menschlichen Stimme. Die hauptsächlichsten sind: die Bruststimme und die Kopf-, Fistel- oder Falsetstimme. Die tiefen Töne können nnr mit der Bruststimme, die höchsten nur mit der Fistelstimme gesungen werden, ein mittlerer Bereich kann auf beiden Registern gegeben werden. Die Bruststimme zeichnet sich durch eine gewisse Kraft und Stärke, nach Helmholtz durch ihren Reichtum an Obertönen aus, während die Fistelstimme in der Regel nicht so voll und reich an Obertönen und nicht so kräftig ist. Bei der Bruststimme, zumal beim Angeben der tieferen Töne, wird der ganze Brustkorb wie ein großer Resonanzkasten intensiv erschüttert, und diese Erschütterungen sind für die aufgelegte Hand fühlbar (fremitus pectoralis s. vocalis), daher die Bezeichnung „Bruststimme“. Bei der Fistelstimme erzittert der Thorax fast garnicht, man empfindet aber dabei das Gefühl starker Spannung und Anstrengung im Kehlkopf. Während bei der Bruststimme die Stimmlippen in ihrer ganzen Breite und in den tiefen und mittleren Lagen mit dem größten Teil ihrer Länge (einschließlich der Pars cartilaginea) schwingen, geraten bei der Fistelstimme nach Lehfeldt und J. Müller nur die medialen freien Ränder der Stimmlippen in Schwingungen; die lateralen Teile schwingen nach Oertel auch, aber im anderen Sinne als die medialen Ränder, indem sich auf den Stimmbändern, parallel den freien Rändern Knotenlinien bilden sollen, was aber von anderer Seite bestritten ist. Nach neueren Angaben ist beim Kopfregister nicht so sehr die Breite als die Länge der schwingenden Teile

verringert und zugleich die Spannung erhöht. Sicher ist, daß in den höheren Lagen der hintere Teil der Stimmritze geschlossen ist: der Zustand des vorderen Teils ist aber noch nicht hinreichend festgestellt. Wahrscheinlich spielen hier auch individuelle Verschiedenheiten und Uebung und Schulung eine wichtige Rolle. Man unterscheidet ferner noch ein Kehlbaßregister, das bei den tiefsten Brusttönen beginnt und übergeht in das Strohbaßregister, dem die tiefsten von der menschlichen Stimme hervorgebrachten Töne angehören.

Was die Höhe und Tiefe der menschlichen Stimme anlangt, so erzeugt, wie schon angeführt, im allgemeinen das Kind mit seinen kurzen Stimmlippen die höchsten Töne, die tiefsten der Mann mit seinen langen Stimmlippen: mittlere Töne kommen bei beiden erwachsenen Geschlechtern vor, die höheren beim weiblichen, dessen Stimmlippen kürzer sind. Die tiefste Stimmlage der Männer bezeichnet man als Baß: Bereich von E (80 Schwingungen in der Sekunde, s. u. Gehör) bis f,, (342), eine höhere als Bariton, die höchste als Tenor: Bereich von c (128) bis c,, (512); die tieferen Stimmen des Weibes resp. des Knaben als Alt: von f (171) bis f,, (684), die höheren als Sopran von c, (256) bis c,,, (1024). Eine gute Singstimme umfaßt etwa zwei Oktaven, doch kommen, besonders bei Kindern gegen das Ende der Kindheit nach Paulsen, Stimmen vor, die fast 3 Oktaven umfassen.

Die höchsten von der menschlichen Stimme erreichten Töne sind c,,,, (2048 Schwingungen) von der Lucrezia Ajugari (nach Mozart), ihr tiefster Ton war g (192), sie beherrschte also etwa 3½ Oktaven; die höchste Note der Nilsson in der Zauberflöte f,,, (1365). Auf d,,, (1152) konnte die Ajugari noch trillern. Bis zu eben diesem Ton reichte Farinelli, der 3½ Oktaven umfaßte und herabging bis zum A (106). Auch Sessi umfaßte 3½ Oktaven. Den tiefsten Ton besaß Gaspard Forster, F, (42). Von der tiefsten Note des gewöhnlichen Basses bis zu der höchsten des gewöhnlichen Soprans ist der Bereich etwa 4 Oktaven, bei außergewöhnlichen Stimmen, wie den eben genannten, etwa 6 Oktaven.

Modifizierte und tönende Atembewegungen. Das Schluchzen besteht in kurzen, abgebrochenen, schnell auf einander folgenden Inspirationen, hauptsächlich durch energische Zwerchfellkontraktionen bedingt und meist von einem ruckweisen Aufsteigen des Kehlkopfes begleitet; der schnell und kräftig eingesogene Luftstrom versetzt die Stimmlippen in tönende Schwingungen. Das Seufzen kommt durch eine gedehnte tiefe Inspiration bei fast verschlossener Stimmritze zu Stande, wobei der mühsam eindringende Luftstrom ein Geräusch in der Mundhöhle hervorbringt. Beim Gähnen atmet man durch den weit geöffneten Mund (meist unter krampfhafter Kontraktion von Gesichtsmuskeln) bei weit geöffneter Stimmritze tief ein, verharrt eine Zeit lang in tiefster Inspiration, dann folgt eine kräftige und schnelle Exspiration, die in der Rachen- und Mundhöhle zu der bekannten Klangbildung führt. Das Lachen besteht gewöhnlich in schnell auf einanderfolgenden kurzen stoßweisen Exspirationen, die bei schwachem Verschluß der Stimmritze den schallenden Ton erzeugen. Das Schnarchen kommt zu Stande, wenn der Exspirationstrom

das Gaumensegel in Schwingungen versetzt. Das Husten und Niesen wird zweckmäßiger erst bei den Verrichtungen des verlängerten Marks besprochen.

Stimme der Tiere. Die Ursache der Stimme bei den Säugetieren ist im wesentlichen dieselbe wie beim Menschen; auch hier wird der Ton durch die (unteren) Stimmbänder erzeugt. Da, je größer die Stimmbänder sind, der Ton um so tiefer, und je stärker sie angesprochen werden, um so lauter ist, so werden im allgemeinen die großen Säuger eine laute und tiefe (Brüllen des Rindes, Gebrüll des Löwen), die kleinen eine hohe und dünne Stimme haben (Quietschen der Mäuse).

Die oberen Stimmbänder mit den Morgagni'schen Ventrikeln fehlen den Wiederkäuern. Die Einhufer haben auch obere falsche Stimmbänder. Beim Pferde bildet die Schleimhaut unter dem Kehldeckel eine halbmondförmige Falte, unterhalb derselben findet sich eine kleine trichterförmige Höhle, unter dem Kehldeckel über der Falte eine zweite Höhle, die beim Esel und Maultier geräumiger ist, desgleichen hat das Schwein unter dem Kehldeckel einen großen häutigen Sack. Diese Höhlen und Säcke haben die Bedeutung resonatorischer Apparate, sie verstärken die Stimme und beeinflussen ihre Klangfarbe. Bei den Affen finden sich große resonierende Apparate am Kehlkopf, so beim Schimpansen zwei mäßig große seitliche Ausbuchtungen des Kehlkopfs, gleichsam vergrößerte Morgagni'sche Ventrikel, noch größere beim Orang und beim Gorilla, bei welch letzterem sie sich nach dem Halse und Brustkorb herab, sogar bis in die Achselhöhle verzweigen können, die größten endlich bei den Heulaffen der neuen Welt (Mycetes), deren hohles stark aufgetriebenes Zungenbein durch einen Sack mit dem Kehlkopf kommuniziert und die außerdem noch an Stelle der Morgagni'schen Ventrikel zwei große seitliche Säcke besitzen. Auch die Tiere geben hohe Töne mit Fistelstimme, so z. B. Hunde beim Heulen und Piepen. Indes können von großen Tieren auch mittels der Bruststimme durch starke Exspirationstöße hohe Töne erzeugt werden; dieselben sind dann äußerst laut und durchdringend und werden meist unter Erhebung des Kopfes und Oeffnung des Maules hervorgebracht. Vermögen auch die Tiere im allgemeinen nur wenige Töne hervorzubringen, so sind es doch sehr häufig Töne, deren Höhe sehr weit von einander absteht: das tiefe Grunzen und die hohen grellen Schreie des Schweines, das Schnurren und Miauen der Katzen. Am meisten entwickelt zeigt sich die Stimme beim Hunde; die verschiedenartigsten Tonbildungen wie Bellen, Knurren, Wimmern, Heulen, Schreien können hier zu stande kommen. Pferde und Esel können auch mittels des Inspirationstromes die Stimmbänder in tönende Schwingungen versetzen: das Wiehern des Pferdes, das Schreien des Esels sind teils in-, teils exspiratorischer Natur. Die männlichen Tiere haben, entsprechend ihren längeren Stimmbändern, auch eine kräftigere und tiefere Stimme als die weiblichen Tiere. So wiehern die Hengste meist lauter als die Stuten. Bekanntlich steht die Stimme der Tiere, insbesondere der männlichen, zu ihren Geschlechtsfunktionen in Beziehung. Die Walfischarten (Cetaceen), deren Kehlkopf der Stimmbänder entbehrt, sind auch stimmlos.

Die unter allen Säugetieren nur dem Menschen zukommende **Sprache** setzt sich zusammen aus Tönen und Geräuschen, die der Exspirationstrom im Ansatzrohr: Rachen- (Nasen-) und Mundhöhle hervorbringt, und die entweder für sich oder in Verbindung mit der Stimmgebung im Kehlkopf benutzt werden: im ersten Fall

entsteht die Flüstersprache (vox clandestina), im letzten Fall die gewöhnliche laute Sprache. Die Elemente, aus denen die Sprache sich aufbaut, nennt man Laute und unterscheidet diese als Vokale und Konsonanten. Während die Konsonanten meistens den Charakter von wahren Geräuschen haben, sind die (lauten) Vokale nicht einfache Töne, sondern vielmehr Klänge (S. 407) d. h. neben dem vorherrschenden Ton, dem Grundton, klingen bei ihnen eine Reihe von Ober- und Partialtönen mit, deren Intensitätsverhältnis den Vokalcharakter bestimmt.

Diese neben dem Grundton auftretenden Partialtöne kann man mittels der von Helmholtz angegebenen Resonatoren leichter auffassen (Analyse der Vokale). Es sind dies Hohlkugeln aus Glas oder Metall mit einer scharf abgeschnittenen und einer trichterförmigen Oeffnung, welch letztere man luftdicht in den Gehörgang steckt; ihrem Luftinhalt entspricht ein bestimmter Eigenton, der um so höher ist, je kleiner die Kugel, und um so tiefer, je größer sie ist. Erklingt sein Eigenton in der Umgebung, so gerät der Resonator in Mitschwingung, und das Ohr vernimmt den angegebenen Ton durch Resonanz verstärkt, zuweilen schmetternd. Jeder andere Ton wird durch den Resonator gedämpft, weil seine Luftmasse nicht mitschwingt. Mittels einer Reihe verschieden abgestimmter Resonatoren ist man so im stande herauszufinden, welche Partialtöne neben dem Grundton in einem gewissen Klang enthalten sind. Helmholtz hat nun gefunden, daß die charakteristische Klangfarbe der verschiedenen musikalischen Instrumente und der menschlichen Stimme bedingt ist durch die wechselnde Zahl und Stärke der Obertöne, die neben dem Grundton mitklingen. Daß die Vokale zusammengesetzte Töne, Klänge vorstellen, hat Helmholtz auch auf synthetischem Wege bewiesen (Synthese der Vokale). Wird eine Stimmgabel, die (zur Verhinderung der Leitung ihres Schalls auf feste Körper) von der Unterlage durch Kautschuckstreifen isoliert ist, zum Schwingen gebracht, so hört man ihren Ton kaum; stellt man sie vor einen entsprechenden Resonator, so resoniert allein der Grundton. Werden nun eine Reihe von Stimmgabeln, deren Schwingungszahlen im Verhältnis von 1 : 2 : 3 : 4 : 5 u. s. w. stehen, die also auf eine zusammenhängende Reihe von Obertönen abgestimmt sind, gleichzeitig mit Hilfe eines Elektromagneten in Schwingungen versetzt, so kann man dadurch, daß man verschiedene Resonatoren abwechselnd mitschwingen läßt oder nicht, nach Belieben die Vokalklänge **U**, **A**, **O** etc. aus einfachen Tönen erzeugen. Es zeigt sich, daß die dumpfen Vokale **U** und **O** nicht so reich an Obertönen sind, als die helleren Vokale **A**, **E** und **I**.

Hensen, Pipping mit Hilfe des Phonautographen, L. Hermann mittels des Phonographen haben neuerdings die Vokale und Konsonanten graphisch registriert und die so gewonnenen Kurven zu einer Analyse verwertet, die wichtige neue Aufschlüsse gezeitigt hat. Aus den so gewonnenen Kurven hat dann wiederum L. Hermann mit Hilfe des Telephons die Vokale künstlich hervorgebracht.

Der Luftraum der Rachen- und Mundhöhle hat einen bestimmten, seiner Form entsprechenden Eigenton, und da dieser Luftraum willkürlich je nach der beabsichtigten Klangbildung in sehr verschiedene Form gebracht werden kann, so wird damit auch, wie Donders zuerst nachgewiesen, der Eigenton der Mund- und Rachenhöhle verändert. Für jeden Vokal nimmt nun das Ansatz-

rohr, Rachen- und Mundhöhle eine bestimmte Gestalt an, die für laute und Flüstersprache die gleiche ist. Jeder Vokal wird also durch den oder die Eigentöne bestimmt, die der betreffenden Form des Ansatzrohres entsprechen. Donders bestimmte sie in der Flüstersprache, wo sie rein ohne Stimmton hervortreten. Die Frage ist nun, wie verhalten sich diese Eigentöne des Ansatzrohres zum Stimmton. Der Charakter der lauten Vokale sollte nach einer Anschauung (Wheatstone, Helmholtz [1858] u. a.) dadurch zustande komme, daß für jeden Vokal bei einem bestimmten Stimmton ein in einem gewissen Verhältnis stehender Oberton verstärkt wird; verändert sich der Stimmton, verändert sich auch der Oberton (relatives Moment). Nach einer anderen Anschauung (Willis, Helmholtz [1863]) sollte für jeden Vokal ein bestimmter Mundhöhlenton als Oberton, sich dem Stimmton, unabhängig von dessen Höhe, beimischen (absolutes Moment). Eine dritte Meinung schließlich (Auerbach) ging dahin, daß sowohl das absolute, wie das relative Moment für den Vokalcharakter wesentlich sei. Die neueren Untersuchungen von Pipping mit Hensen's Sprachzeichner und insbesondere von L. Hermann mit dem Phonographen haben für das absolute Moment entschieden. Nach Pipping ist das Ansatzrohr Resonanzraum; der Mundhöhlenton bezw. (eine Reihe ihm benachbarter Töne, „Verstärkungsgebiet") ist im Stimmton als Oberton enthalten und wird verstärkt, er ist also immer harmonisch zum Stimmton. Da er aber eine feste Lage auf der Tonskala, eine absolute Höhe hat, so ist seine Ordnungszahl als Oberton verschieden: beim tiefen Stimmton ist er ein hoher, beim hohen Stimmton ein niedriger Oberton desselben. Ganz anders kommt nach Hermann das absolute Moment zur Geltung. Nach ihm wird das Ansatzrohr durch den aus dem Kehlkopf dringenden Luftstrom des Stimmtones intermittierend angeblasen, etwa wie bei der Zahnradsirene eine dagegen gehaltene elastische Platte durch jeden Zahn in ihre Eigenschwingungen versetzt wird, die sich auch als Ton zu dem von der Zahl der Zahnstöße in der Sekunde bestimmten Hauptton zumischen (Willis). So entstehen neben dem Grundton selbständige bestimmte Töne, die „Formanten der Vokale", die zum Grundton unharmonisch sein können und der tönenden Stimme sich zugesellen; jeder Vokal hat eine oder zwei charakteristische Formanten (so z. B. entspricht dem Vokal **A** ein zwischen e^2 und gis gelegener Oberton, dem Vokal **I** ein Oberton zwischen e^4 und f^4).

Die Gestalt der Mundhöhle gleicht beim **U** einer rundlichen Flasche ohne Hals mit mäßig weiter Eingangsöffnung von der Rachenhöhle her und mit enger rundlicher Ausgangsöffnung zwischen den vorwärts bewegten Lippen. Die Größe und Geräumigkeit des Ansatzrohres, zu deren Herstellung auch der Kehlkopf stark herabgezogen wird, ist wesentlich für die Entstehung des tiefen Eigentons (der nach Helmholtz dem f entspricht); er wird um so tiefer, je mehr die Lippenöffnung verkleinert wird. Erweitert sich die Lippenöffnung ein wenig, so entsteht der Vokal **O**. Oeffnet man den Mund mehr und mehr, so verschwindet auch sehr bald das **O** und geht in **A** über. Nun kann die

Mundhöhle beliebig weit geöffnet werden, ohne daß der **A**-Klang verschwindet. Zugleich rückt bei der Bildung des **A** der Kehlkopf gewöhnlich ein wenig höher, die Zunge liegt platt auf dem Boden der Mundhöhle. Demnach gleicht das Ansatzrohr beim **A** einem nach vorn offenen Trichter.

Bei der Bildung von **E** und **I** entsteht ein großer Raum über dem Kehlkopf, der sog. Kehlraum und zwar zwischen den hinteren Partien der nach vorn und an den Gaumen erhobenen Zunge und der hinteren Rachenwand. Bei der Bildung des **I** ist dieser Raum, indem der hintere Teil der Zunge nach vorn rückt, noch größer als bei der Bildung von **E**. An diesen Kehlraum, der jetzt den Bauch der Flasche bildet, schließt sich nach vorn der Binnenraum der Mundhöhle an, der, weil die Zunge dem harten Gaumen ihrer ganzen Länge nach genähert ist, einen mehr oder weniger schmalen Längsspalt, gewissermaßen den Hals der Flasche bildet, deren Bauch der Kehlraum vorstellt. Ist beim **I** letzterer am geräumigsten, so ist umgekehrt der Hals der Flasche am engsten, indem einmal der Körper der Zunge sich nahe an den harten Gaumen erhebt, sodann die Zungenränder sich gleichfalls von hinten her an die inneren Ränder der Oberzähne anlegen.

Für die Vokalbildung wird die Nasenhöhle von der Rachenhöhle abgesperrt; es geschieht dies durch Kontraktion der Gaumenbögen und Erhebung des Gaumensegels ähnlich, aber nie so vollständig wie beimSchlingakt (S. 140). Es wird dann hauptsächlich die Mundhöhle von dem Exspirationstrom angeblasen. Wird hingegen nach Sänger eine freie Kommunikation zur Nasenhöhle durch Senken des Gaumensegels hergestellt und der vordere Teil der Mundhöhle durch Heben des Zungenrückens ausgeschaltet, so wird der Nasenrachenraum in stärkere Resonanz versetzt, und dann wird die Stimme und Sprache näselnd. Dies tritt abnormer Weise ein, wenn infolge von Defekten des weichen resp. harten Gaumens oder Lähmung der Gaumenmuskulatur (am häufigsten nach Rachendiphtherie) ein höchst mangelhafter oder überhaupt gar kein Abschluß der Nasen von der Mundhöhle zustande kommt, sodaß auch die Luft der Nasenhöhle in starke Schwingungen versetzt wird. Beim **U** und **I** ist das Gaumensegel so erhoben, daß es die Nase dicht abschließt, beim **A** dagegen ist dieser Verschluß nur ein loser, sodaß stets etwas Luft durch die Nase entweicht, aber gegenüber der durch den weit offenen Mund ausströmenden Luftmenge nur so wenig, daß die Luft in der Nasenhöhle nicht in genügende Resonanz versetzt wird, daher ungeachtet des ungenügenden Abschlusses der Rachen- von der Nasenhöhle das **A** noch keinen nasalen Beiklang hat.

Ein Diphthong (**Ae, Ai, Ei, Au, Eu**) entsteht nach Brücke dann, wenn man aus der Stellung für einen Vokal in die für einen anderen übergeht, während dieser Bewegung die Stimme lauten läßt und den ersten der beiden Vokalbestandteile meist stärker betont, „accentuiert“.

Bei der Flüstersprache werden Reibungsgeräusche durch die an den mäßig von einander entfernten Stimmlippen vorbeistreichende Luft erzeugt. In dem Ansatzrohr nehmen sie entsprechend der jeweiligen Gestaltung desselben einen bestimmten Ton an, und so entstehen hier die Vokale, gleichwie bei der lauten Sprache, nur ohne Stimmgebung.

Konsonanten. Während es für die Bildung der Vokale charakteristisch ist, daß das nirgends gesperrte Ansatzrohr als An-

blaseraum wirkt und dadurch den Klang der Stimme oder das Geräusch der Flüsterstimme modifiziert, ist zur Bildung der Konsonanten eine Artikulationsstelle erforderlich, d. h. ein Ort im Ansatzrohr vom Kehlkopf bis zu den Lippen, an dem eine Enge gebildet wird, die zu einem selbständigen Geräusch Anlaß gibt: Reibungslaute (Dauergeräuschlaute nach Hermann); oder irgendwo im Ansatzrohr wird, wiederum unter Bildung charakteristischer Geräusche, ein Verschluß hergestellt und durch den Exspirationstoß gesprengt: Verschlußlaute (Explosivae). Das Ansatzrohr wirkt also hier Schall bildend, während es bei den Vokalklängen nur den Schall modifiziert.

Außer diesen Reibungs- und Verschlußlauten gibt es noch eine dritte Gruppe, die Halbvokale (Semivocales oder Liquidae), die, ähnlich den Vokalen, Klänge mit einem oder zwei festen Formanten (S. 417) sind, nur daß sie des musikalischen Charakters der Vokale entbehren; sie sind zu scheiden in die glatten Halbvokale: die Nasallaute (**M**, **N**, **Ng**) und **L**-Laute, und in die remittierenden oder Zitterlaute (**R**). Die letzteren entstehen dadurch, daß im Ansatzrohr ein leicht beweglicher Körper (Gaumensegel, Zungenspitze, Lippen) durch den Exspirationstrom nach Art einer membranösen Zunge in Schwingungen (30—50 in der Sekunde nach Hermann) versetzt wird; jene, die Nasallaute entstehen dadurch, daß bei Verschluß einer Artikulationstelle (**M** Lippenverschluß, **N** vorderer, **Ng** hinterer Zungenverschluß s. u.) und bei schlaffem Gaumensegel der tönende Luftstrom durch die Nase entweicht und die in der Nase eingeschlossene Luft in stärkere oder schwächere Resonanz versetzt. Bei den (deutschen) **L**-Lauten entweicht der (gewöhnlich) tönende Luftstrom durch zwei seitliche kleine Lücken in der Gegend der ersten Backzähne des Oberkiefers, welche Lücken der sich an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers anlegende Zungenrand übrig läßt.

Es gibt im wesentlichen drei Artikulationstellen: der hintere Zungenverschluß, die Zungenwurzel mit dem weichen Gaumen oder hinteren Teil des harten Gaumens (Gutturale); der vordere Zungenverschluß, die Zungenspitze mit den Schneidezähnen (Dentale) und dem vorderen Teil des harten Gaumens; endlich der Lippenverschluß, die Unterlippe mit der Oberlippe und den Schneidezähnen (Labiale). Je nachdem gleichzeitig Stimme gegeben wird (phonische Laute) oder nicht (aphonische), sind die Konsonanten, die hierbei entstehen, verschieden. Nach F. H. du Bois-Reymond (1812), Brücke (1849) und neuerdings L. Hermann lassen sich die Konsonanten wie in umstehender Tabelle gruppieren.

Das **H** ist ein Reibungslaut des Kehlkopfs: es entsteht, wenn die Luft genügend schnell durch die mäßig verengte Stimmritze entweicht. Desgleichen kann auch im Kehlkopf ein **R**-Laut durch langsames Erzittern der gespannten Stimmbänder erzeugt werden.

Die Nerven, welche für das Sprechen hauptsächlich in Betracht kommen, sind außer den Kehlkopfnerven (S. 410) der N. hypoglossus und N. facialis.

Artikulationsstellen		Verschlußlaute	Reibungslaute	Halbvokale remittierende	Halbvokale glatte
I. Oberlippe mit Unterlippe und Schneidezähnen	ohne Stimme	P	F (V)	—	—
	mit Stimme	B	W	Lippen-R [1]	M
II. Zungenspitze mit Schneidezähnen Alveolarfortsatz	ohne Stimme	T	(scharfes) S	—	—
	mit Stimme	D	(weiches) S	Zungen-R	N, L
III. Zungenwurzel mit Gaumen	ohne Stimme	K	Ch	—	—
	mit Stimme	G	J	Uvular-R	Ng

[1] wie beim „Burr" der Kutscher.

Wie es zur geordneten Muskelbewegung des Muskelgefühls event. des Gesichtsinnes, d. h. der Controle der In- und Extensität der Bewegungen durch das Gesicht bedarf (ein Moment, auf das wir später noch zurückkommen werden), so bedarf es zur Bildung reiner Laute des Gehörs. Taubgeborenen wird es außerordentlich schwer, die Laute aussprechen zu lernen. Bei Taubstummen fehlt zunächst das Gehör; ihre Stummheit ist erst die Folge ihrer Taubheit. Lernen sie auch mit vieler Mühe die zur Articulation erforderlichen Bewegungen des Ansatzrohres ausführen, so bleibt doch ihre Sprache unangenehm, heulend, weil sie des Gehörs als Regulators für die Artikulation entbehren.

3. Physiologie des Nervensystems.

Den Tieren (die niedersten Tierklassen: die Protozoën und Coelenteraten ausgenommen) geradezu eigentümlich ist das Nervensystem, von dem die Vorgänge der Bewegung, der Empfindung und endlich die intellektuellen psychischen Tätigkeiten vermittelt werden. Nur die Tiere besitzen das Vermögen der Empfindung und Bewegung, und zwar, genauer gesagt, da gewisse Formen der Bewegung auch den Pflanzen zukommen, die Fähigkeit der Ortsbewegung. Während die Pflanze, wenn auch in ihren Zellen Protoplasmabewegung (S. 331) nud Saftströmung stattfindet, doch an die Scholle, auf der sie sich entwickelt, gebunden ist, vermögen die Tiere ihre Lage im Raume zu verändern und zwar nach Belieben durch etwas, dessen Wesen uns unbekannt ist, und das wir „Willen" nennen. Als „Empfindung" bezeichnet man das Bewußtwerden von Veränderungen der Außenwelt resp. des eigenen Körpers. Das

Vermögen der willkürlichen Bewegung und der Empfindung ist das hauptsächlichste Charakteristikum für die Tierwelt. Abgesehen hiervon ist das Nervensystem dasjenige Band, das alle übrigen Vorgänge im Tierkörper: die Ernährung, den Stoffwechsel, die Drüsensekretion etc. mit einander verknüpft, ihrer In- und Extensität nach reguliert und, wie es so die Erhaltung des Individuums bedingt, zugleich auch die Fortpflanzung der Individuen, den Fortbestand der Art vermittelt und sichert. Kurz, das Nervensystem ist derjenige Apparat, der die harmonische Verknüpfung der einzelnen Verrichtungen zu einem Ganzen herstellt und regelt.

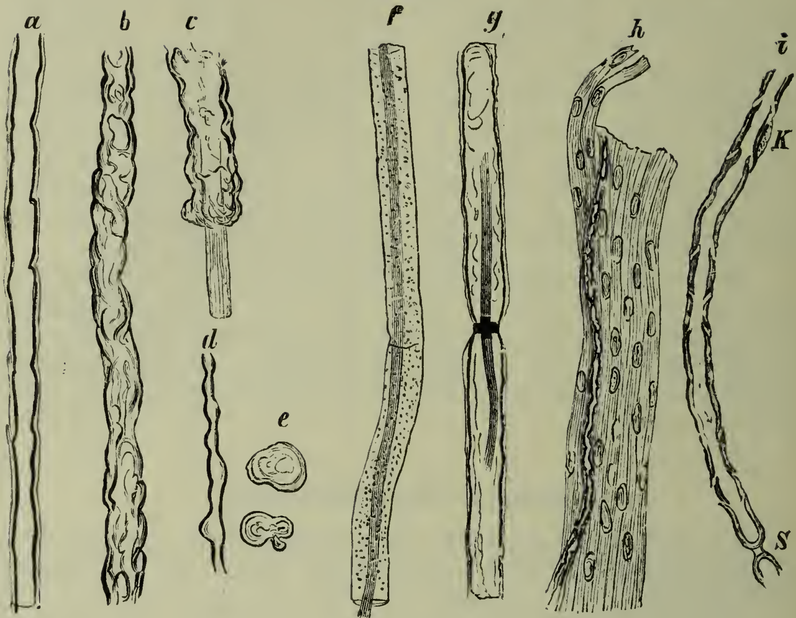
So kompliziert sich auch das Nervensystem im einzelnen darstellt, so sind es doch — wenn man von der bindegewebigen Stützsubstanz, von den Blut- und Lymphgefäßen absieht — im wesentlichen nur zwei nervöse Formelemente, welche das Ganze zusammensetzen: die Nervenfasern und die Nervenzellen (oder Ganglienzellen).

Allgemeine Nervenphysiologie.

Die Nervenfasern bilden die Leitungsbahnen von und nach den Zentralorganen, die bei den höheren Tieren als Rückenmark und Gehirn bezeichnet werden.

Feinerer Bau der Nervenfasern der Wirbeltiere. Ein jeder Nerv besteht aus Bündeln feiner Fasern, der Nervenprimitivfasern, welche der Länge nach, nicht straff angespannt, sondern in lockerer Anordnung wellenförmig neben einander geordnet sind. Man findet diese wellige Anordnung, „Fontana'sche Bändernng", besonders an Gegenden, wo eine große Beweglichkeit ermöglicht ist, sodaß auch die Nervenstämme sich um ein erhebliches Stück müssen verlängern können, wenn anders sie nicht durch den Zug oder die Spannung bei den Bewegungen gezerrt werden sollen. Frisch am lebenden Tiere (Zunge des Frosches, Schwanz der Froschlarve) untersucht, erscheinen die Fasern als glashelle, durchscheinende Fäden, an denen nur ein einfacher Kontur zu unterscheiden ist. Sehr schnell aber ändert sich das Bild am ausgeschnittenen Nerven, die Faser wird weniger durchsichtig und bekommt einen doppelten Kontur (Fig. 79, a); man spricht dann von der „doppeltkonturierten Nervenfaser". Man unterscheidet jetzt die äussere bindegewebige Hülle, die Schwann'sche Scheide oder das Neurilemm von dem darin gelegenen Nerveninhalt, dem Nervenmark. Weiterhin tritt an letzterem eine Art von Gerinnung ein (b), und nun differenziert sich ein ganz zentral gelegenes dunkles Band, Purkinje's (1837) Achsenzylinder (c, f); zwischen diesem und dem Neurilemm liegt die Markscheide, die den Achsenzylinder umgibt, leicht ein krümliges Aussehen annimmt und an den Schnittenden der Fasern in grossen Tropfen, „Myelinkugeln" (e), hervorquillt; Myelin ist nach Gad und Heymans (in Wasser quellendes) Lecithin (S. 312). Der starken Lichtreflexion seitens der myelinhaltigen Markscheide verdanken die Nerven ihr glänzend weißes Aussehen. Unterwirft man Nervenfasern der Verdauung und entfernt aus dem Ungelösten das Myelin durch kochenden Alkohol und Aether, so bleibt noch ein eigentümlich knorriges, stark lichtbrechendes Gerüst in dem früher von

Fig. 79.



Nervenfasern.

der Markscheide ausgefüllten Raume übrig, die aus Hornsubstanz (S. 264) besteht und deshalb als „Horngerüst der Markscheide" bezeichnet werden kann (das Neurokeratin von Kühne und A. Ewald). Es gibt auch Nervenfasern, die nur aus Schwann'scher Scheide und Achsenzylinder bestehen (h) und die mangels des Myelins grau aussehen: man bezeichnet sie deshalb als graue oder, weil sie zumeist im Sympathicus vorkommen, als sympathische Fasern (auch nach ihrem Entdecker als Remak'sche [1836] Fasern); die Schwann'sche Scheide trägt auf ihrer Innenfläche zahlreiche längliche Kerne. Jeder Achsenzylinder besteht wieder aus einem Bündel sehr zarter Fibrillen, „Achsenfibrillen", „Neurofibrillen", die, durch strukturloses Protoplasma, Perifibrillärsubstanz, zusammengehalten, das eigentlich leitende Element der Nervenfaser und des Nervensystems überhaupt bilden.

An frischen Nerven soll der Inhalt deshalb als homogen erscheinen, weil Markscheide und Achsenzylinder dasselbe Brechungsvermögen besitzen; sobald das Nervenmark beim Absterben gerinnt, tritt der Achsenzylinder deutlich hervor. Behandlung mit Kollodium, Chloroform, Osmiumsäure, Karmin, mit sog. $^1/_3$ Alkohol (1 Vol. Alkohol absol., 2 Vol. Wasser) macht den Achsenzylinder gut sichtbar; man beobachtet dann von Strecke zu Strecke Einschnürungen, an denen das Mark vollständig fehlt (i bei S). Behandelt man Nerven mit 0·2 proz. Höllensteinlösung, so bilden sich an Stelle der Einschnürungen dunkelbraune Kreuze (wie bei g), „die Ranvier'schen Kreuze"; an dieser Stelle ist die Markscheide und die Schwann'sche Scheide unterbrochen, welch letztere sich nach innen auf die Innenfläche der Markscheide als feines Häut-

chen umschlägt (Boveri, Bethe); der Achsenzylinder, die Neurofibrillen hingegen ziehen ununterbrochen hindurch. Zwischen je zwei Kreuzen wird in der Regel ein Kern sichtbar.

In den peripherischen wie in den zentralen Endigungen verliert die Nervenfaser ihre Markscheide und besteht nur aus Neurilemm und Achsenzylinder, im Rückenmark und im Gehirn kommen endlich nackte Achsenzylinder, meist (im mikroskopischen Präparat) in variköser Form vor (d) vor. Alles dies beweist die Präexistenz des Achsenzylinders bezw. der Achsenfibrillen.

Die einzelnen Primitivfasern werden durch ein kerntragendes bindegewebiges Gerüst, das Perineurium, zusammengehalten.

Jede einzelne Primitivfaser verläuft unverzweigt bis zum Muskel. Die Verästelung der Nerven entsteht nur dadurch, daß von vielen in einem Nervenstamm parallel nebeneinander liegenden, nicht anastomosierenden Primitivfasern ein Bündel die gemeinsame Bahn verläßt und seitwärts abtritt. Dies Abtreten von Fasern aus dem Nervenbündel kann sich häufiger wiederholen, bis die letzten Aestchen nur aus einer einzigen Primitivfaser bestehen. Erst in den Endorganen (Muskeln) findet eine wirliche Verzweigung, Teilung, statt. Die Nervenstämme bilden also eine anatomische Einheit, nicht eine physiologische. Wo die sog. Plexusbildung stattfindet, erfolgt ein vielseitiger Austausch der Fasern mehrerer Nerven; es können somit die aus einem Plexus heraustretenden Nerven Faserbündel aus verschiedenen eintretenden Nerven besitzen. Kurz vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser verliert die Nervenfaser die Markscheide, das Neurilemm setzt sich ohne Unterbrechung in das Sarkolemm (S. 337) fort und bildet hier eine hügelartige Erhebung (Fig. 81), den Doyère'schen Nervenendhügel, sodaß der Achsen-

Fig. 80.

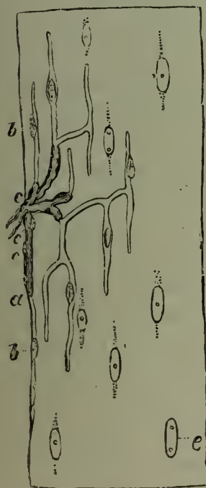
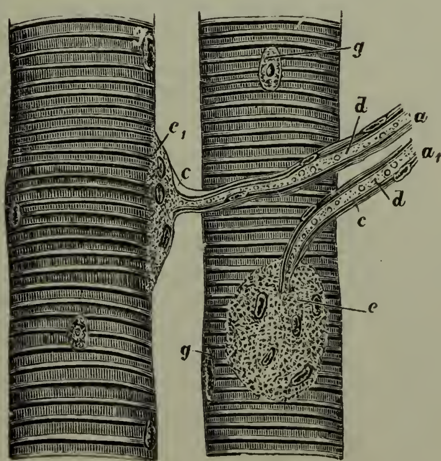


Fig. 81.



Motorische Nervenendigung beim Frosch. beim Säugetier.

zylinder allein in die Muskelsubstanz eintritt, um hier entweder, wie nach Kühne's Beobachtungen bei den Amphibien (Fig. 80, die Querstreifung ist der Deutlichkeit wegen fortgelassen), nach zahlreicher Teilung und Verästelung knopfförmig zu enden (die „Nervenendknospen" b) oder nach Rouget, wie bei den Säugetieren, Vögeln, Reptilien, Insekten, Würmern (Fig. 81), in eine gelappte Platte e und e_1, „Nervenendplatte", sich auszubreiten, die in eine mit vielen Kernen versehene, innerhalb des gemeinschaftlichen Neuro-Sarcolemms auf der Muskelsubstanz aufliegende Protoplasmamasse eingebettet ist. (In Fig. 81 bedeutet a und a_1 je eine Nervenfaser, c deren Neurilemm und d deren Nervenmark, g die Muskelkerne.) Auch geweihartig sich verästelnde Nervenendigungen, „Nervengeweihe", kommen vor. Zu jeder Muskelfaser geht mindestens ein Nervenendfäserchen, häufig sind es ihrer zwei. Bei ihren Verzweigungen im Muskel teilen sich, wie erwähnt, die einzelnen Primitivfasern oft noch dichotomisch, der Achsenzylinder einer Faser in die einzelnen Achsenfibrillen. In den meisten Muskeln kommt nach Tergast auf 40—80 Muskelfasern nur eine Faser des Nervenstammes, nur in den Augenmuskeln des Menschen kommen etwa auf 7 Muskelfasern 3 Fasern des zugehörigen Nervenstammes; höchst wahrscheinlich hängt auch damit die Fähigkeit, mit den Augenmuskeln so außerordentlich feine Bewegungen auszuführen, zusammen.

Chemie der Nerven. Die Nerven enthalten rund 66 pCt. Wasser, also 34 pCt. feste Stoffe, darunter elastische Substanz, herrührend vom Neurilemm, reichlich eiweißartige Stoffe, aus denen nach mikrochemischen Reaktionen der Achsenzylinder fast ausschließlich zu bestehen scheint. Die Markscheide enthält hauptsächlich Cholesterin und Protagon (S. 311) bezw. die Spaltungsprodukte des Protagons: Cerebrin und Lecithin, ferner Neurokeratin (S. 422). Leimgebende Substanz und Fett gehören dem Perineurium und dem Fettgewebe zwischen den Fasern an. Nach Chevallier besteht über $^1/_3$ vom festen Rückstande aus Eiweißstoffen, mehr als $^2/_5$ aus Protagon und $^1/_8$ aus Cholesterin. Anorganische Salze (phosphorsaure Alkalien und Erden, Chlornatrium) finden sich nur zu 2 pCt. Die Reaktion der Nervenfasern gegen Lackmus ist neutral oder schwach alkalisch.

Innervation. Schon beim Muskel wurde erwähnt (S. 342), daß derselbe außer durch die sogen. allgemeinen Reize mechanischer, chemischer, thermischer, elektrischer Art auch noch durch einen Reiz in Tätigkeit versetzt wird, der ihm durch den zugehörigen Nerven zugeleitet wird. Durch diesen „adäquaten" Reiz geraten im lebenden Körper die Muskeln in Kontraktion. Den Vorgang, der die Nervenfaser entlang läuft und im Muskel die Zuckung auslöst, bezeichnet man, um ihn von anderen Reizen zu unterscheiden, mit dem Namen des Nervenprinzips oder der Innervation. Beim Nerven manifestiert sich weder in Form noch im Aussehen ein Unterschied zwischen Ruhe und Tätigkeit: man erkennt die Tätigkeit nur aus dem Verhalten der „Erfolgsorgane".

der Muskeln, zu denen die betreffenden Nerven treten und die gewissermaßen das Reagens auf deren Tätigkeit abgeben.

Aus denselben Gründen wie beim Muskel (S. 339), insbesondere wegen der größeren Unabhängigkeit von der Blutdurchströmung und des längeren „Ueberlebens“ bedient man sich, auch für das Studium der Leistungen der Nerven, des Frosches als Versuchstier, und zwar entweder des Unterschenkels in Verbindung mit dem N. ischiadicus in dessen ganzer Länge (Schenkelpräparat) oder des M. gastrocnemius in Verbindung mit dem Ischiadicus (Nervmuskelpräparat).

Reizarten. Ein jeder hinreichend plötzliche mechanische Eingriff, gleichviel ob man den Nerven kneift, zerrt, sticht, schneidet, löst eine Zuckung aus. Langsame, mäßige Drucksteigerung wirkt nicht erregend, wohl aber kann die Erregbarkeit und die Leitungsfähigkeit bis zur Aufhebung verändert werden, wobei die sensiblen Nerven eher gelähmt werden als die motorischen (Zedernbaum, Ducceschi). Bei hohem Druck, der das Leitungsvermögen aufhebt, können auch Erregungserscheinungen auftreten; hierher gehört das Einschlafen der Glieder, wobei durch Druck auf den Nervenstamm die Leitungsfähigkeit für motorische (Lähmung) und sensible (Verlust des Tastgefühls) Reize vorübergehend aufgehoben ist, und gleichzeitig Kriebeln in der Peripherie eintritt. Mannigfaltig sind die chemischen Reize, welche auf den Nerven wirken. Jeder Eingriff, durch den dem Nerven Wasser entzogen wird, also Austrocknen an der Luft, Einschlagen in trockenes Fließpapier, Auftropfen von conc. Neutral- und Alkalisalzen, von conc. Glyzerin ruft Zuckung hervor. Ferner reizen von organischen Stoffen: Alkohol, Aether, Schwefelkohlenstoff, Phenol u. a.: wir kommen bei der Irritabilitätsfrage (S. 440) darauf zurück. Indifferent erweisen sich nur 0·6—1 proz. NaCl-Lösung und reines (säurefreies) Olivenöl. Zum Studium der thermischen Reize leitet man den Nerven durch einen kleinen mit Olivenöl gefüllten Trog und bringt das Oel auf die gewünschte Temperatur. Nur plötzliche und starke Temperaturänderungen, z. B. Berühren mit sehr heißer (glühender) Nadel, wirken erregend. Innerhalb 0° und 45° ist die Reizbarkeit um so größer, je höher die Temperatur.

Schickt man einen konstanten Strom durch den Nerven, so sieht man meist nur bei Schließung resp. Oeffnung des Stromes eine Zuckung auftreten (S. 434). Durch einzelne Induktionschläge wird der Nerv ebenso wie der Muskel erregt. Man macht von diesem Reize für die Untersuchung ausgedehnten Gebrauch: ist er doch derjenige, der sich seiner Stärke nach am leichtesten beherrschen läßt (S. 346), und zugleich derjenige, der am wenigsten die Fähigkeit des Nerven, durch Reize tätig zu werden d. h. seine Reizbarkeit beeinträchtigt. Der elektrische Strom ist am wirksamsten, wenn er den Nerv parallel zu dessen Längsachse durch-

setzt; ist er dagegen senkrecht auf die Längsachse des Nerven gerichtet, so ist er unfähig, eine Erregung herbeizuführen. Der elektrische Leitungswiderstand des Nerven ist in der Faser (Längs)-richtung $2^1/_2$, in querer Richtung etwa $12^1/_2$ Millionen mal so groß als der von Quecksilber für die Einheit der Länge und des Querschnittes.

Wird der Nerv irgendwo in seinem Verlaufe gequetscht, so zuckt der Muskel, ebenso wenn der Nerv mit einem Faden zugeschnürt oder durchschnitten wird oder endlich, wenn der Nerv mit einem glühenden Draht berührt resp. angebrannt wird. In allen diesen Fällen wird aber der Nerv an den Stellen, wo der Reiz eingewirkt hat, verändert; er verliert, wie man sagt, an diesen Stellen seine Reizbarkeit. Man kann von den betreffenden Stellen aus dann keine Zuckung mehr erhalten, wohl aber, wenn der Reiz eine tiefere Stelle des Nerven, mehr nach dem Muskel zu angreift. Am schonendsten erweist sich, gleichwie beim Muskel, so auch beim Nerven der elektrische Reiz, daher man diesen für das Studium bevorzugt.

Gesetz der Kontinuität der Leitung. Legt man irgend wo im Verlaufe des Nerven ein Unterband an und prüft mit einem Zinkkupferbogen, der das einfachste Mittel zur elektrischen Reizung liefert, so erhält man von keiner Stelle oberhalb des Unterbandes aus eine Zuckung, vielmehr muß man mit dem Reize bis unterhalb des Unterbandes hinuntergehen, um wieder eine Zuckung zu erhalten. Von da aus bis zum Muskel tritt bei jeder Berührung des Nerven Zuckung ein. Daraus ist zu schließen, daß der Nerv, wenn nur eine beschränkte Stelle seines Verlaufes gereizt wird, nicht sofort in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Muskel hin in Erregung gerät, sondern die Reizung wirkt zunächst nur auf die Applikationsstelle, und die Erregung pflanzt sich von hier aus den Nerven entlang bis zum Muskel fort: in diesem Sinne spricht man von einer „Erregungswelle“, die den Nerven entlang läuft. Ist daher irgendwo die Kontinuität des Faserverlaufes unterbrochen, ist der Nerv durchschnitten, unterbunden oder auch nur in seinem normalen Verhalten geschädigt, so ist die Durchgängigkeit der Erregung durch diese Stelle von allen oberhalb angebrachten Reizungen aus unmöglich. Dagegen kann er unterhalb jener veränderten Stelle, also näher dem Muskel durch jeden Reiz, ganz wie normal, in Tätigkeit versetzt werden. Soll also ein Nerv durch seine Reizung eine Muskelzuckung auslösen, so muß er sich auf der ganzen Strecke von der Applikationstelle des Reizes bis zu seinem Eintritt in den Muskel im unversehrten Zustande befinden.

Gesetz der isolierten Leitung der Erregung. Als Hauptgesetz gilt, daß die Primitivfasern, obschon sie innerhalb des Perineuriums dicht aneinander liegen, physiologisch von einander vollständig isoliert sind, sodaß, wenn irgend eine Primitivfaser gereizt wird, die Erregung ausschließlich auf diese eine Faser

beschränkt bleibt, ohne sich auf die daneben gelegenen Fasern zu verbreiten. Diese wichtige Tatsache hat für alle peripherischen Nerven ganz allgemeine Gültigkeit. Der N. ischiadicus des Frosches teilt sich etwa in der Mitte des Oberschenkels in zwei Zweige, den N. tibialis und N. peroneus. Reizt man nur den letzteren mechanisch oder chemisch, so zucken nur die von diesem versehenen Muskeln, nicht aber der vom N. tibialis versorgte M. gastrocnemius. Ebenso zucken auf Reizung eines oder des anderen der drei Rückenmarkswurzelpaare, aus denen sich der Ischiadicus beim Frosch zusammensetzt, immer nur diejenigen Muskeln, die vom betreffenden Nerven versorgt werden. (Ueber die scheinbare Ausnahme bei der elektrischen Reizung s. S. 444.)

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung. Die Erregung des Nerven pflanzt sich von der direkt gereizten Stelle den Nerven entlang mit einer verhältnismäßig nur geringen Geschwindigkeit fort. Die Methoden, mittels deren zuerst Helmholtz (1850) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprinzips gemessen hat, sind dieselben, die schon bei der Frage nach dem zeitlichen Verlaufe der Muskelzusammenziehung erwähnt worden sind (S. 349 ff.).

Führt man bei der Methode der elektrischen Zeitmessung nach Pouillet (S. 352, Fig. 59) die Elektroden der sekundären Spirale, statt direkt zum Muskel, zu dem mit ihm in Verbindung gelassenen, möglichst hoch hinauf präparierten N. ischiadicus und schaltet dazwischen noch eine Pohl'sche Wippe ein, sodaß man durch Umlegen der Wippe bald eine unmittelbar am Muskel gelegene, bald eine davon möglichst weit entfernte Nervenstelle durch einen Oeffnungsinduktionschlag reizen kann und beide Mal den Muskel zur Zuckung bringt, so erhält man zwei verschiedene Zeiten der latenten Reizung, d. h. zwei verschiedene, zwischen dem Momente der Reizung und dem Beginne der Muskelverkürzung verfließende Zeiträume, durch die Ablenkung der Magnetnadel gemessen. Die Differenz beider so bestimmten Werte gibt die Zeit an, welche die Reizung gebraucht hat, um die Strecke zwischen den beiden gereizten Nervenstellen, das eine Mal nahe dem Rückenmark, das andere Mal nahe dem Muskel, zurückzulegen. Mißt man die Länge jener Nervenstrecke, so läßt sich daraus die Geschwindigkeit, d. h. die in einer Sekunde zurückgelegte Weggröße berechnen.

Zur Prüfung der so gewonnenen Resultate hat Helmholtz auch die graphische Methode (S. 349) angewendet. Der Nerv wird hier ebenfalls zweimal hinter einander gereizt, und zwar einmal sehr nahe dem Muskel und dann möglichst weit davon entfernt. Beide Mal verzeichnet der Muskel seine Zuckungskurve (Fig. 58, S. 350) auf dem rotierenden Cylinder des Myographions. Diese Kurven sind bei gleicher Stärke des Induktionschlages kongruent, nur sind beide in horizontaler Richtung gegen einander verschoben (vergl. die Kurven auf der Zeichenplatte RR der Fig. 82), auch wenn im Momente der Reizung des Nerven der Zeichenstift sich genau auf demselben Punkte a der Zeichenplatte befunden hat. Für die dem Muskel nahe Nervenstelle entspricht a b dem Stadium der latenten Reizung, für die möglichst weit entfernte Nervenstelle a c; es mißt also b c, der lineare Abstand zwischen den Anfängen beider

Kurven, die Zeit, die verflossen ist, während sich die Erregung von der entfernteren Nervenstelle zu der dem Muskel nahen fortgepflanzt hat. Die darunter aufgenommene Zeitregistrierung (Stimmgabelschwingungen) ermöglicht eine einfache Berechnung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit.

Fig. 82.

Federmyographion von E. du Bois-Reymond.

Für den motorischen Froschnerven hat Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu 26—27 m in der Sekunde berechnet. Versuche mit dem Aktionstrom (S. 442) haben dieselben Werte ergeben (Bernstein). Durch Erniedrigung der Temperatur wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit herabgesetzt, durch Steigerung der Temperatur beschleunigt, daher sie auch beim Warmblüter (motorischer Nerv des Menschen) höher, bis zu 40 m in der Sekunde, gefunden worden ist. Hinwiederum ist sie bei manchen Poikilothermen noch kleiner als beim Frosch, so bei den (marklosen) Nerven des Hummers nach Fredericq nur 5—12 m, am (marklosen) Riechnerven des Hechtes nach Nicolai sogar nur 0·2 m.

Statt des ursprünglichen Helmholtz'schen Cylindermyographion hat du Bois-Reymond sein Federmyographion gebaut (Fig. 82). Hier wird nach dem Prinzipe der Kinderflinten die Zeichenplatte durch eine Spiralfeder S am Zeichenstift h vorbeigeschossen. Zwei ausgespannte Stahldrähte P P bilden die Führung eines Messingrahmens RR, der eine berußte Glasplatte trägt; ein mit dem Rahmen fest verbundener Stahlstab, der von der zusammendrückbaren Feder S umgeben ist, dient zur Verschiebung des Rahmens. Wird mittels des Stahlstabes der Rahmen nach links, hart bis an die linke vertikale Eisensäule geschoben und durch Einspringen des Stechers A in den Stahlstab hier festgehalten, so ist die Feder S stark zusammengedrückt; zieht man dann den Stecher A ab, so fliegt vermöge der Federkraft die Zeichenplatte mit hinreichender Schnelligkeit die Führung entlang. Am Rahmen RR ist unten ein Fortsatz, ein „Daumen" angebracht, der beim Vorbeifliegen der Platte den Hebel w vom Metallsäulchen e fortschlägt; zu w und e ist je das eine Ende der Leitung des primären Kreises eines Induktoriums geführt, in dessen sekundären Stromkreis der Nerv eingeschaltet ist. Den Muskel, zu dem dieser Nerv geht, hat man sich in G eingespannt und an dem um eine horizontale Achse drehbaren Hebel H arbeitend zu denken, dessen freies Ende den Zeichenstift h trägt. So zeichnet der Muskel seine Zuckung auf der Platte auf. In dem Momente, wo die vorbeifliegende Zeichenplatte w von e fortschlägt, wird der primäre Kreis geöffnet, dadurch ein Induktionschlag ausgelöst, der zum Nerven gehend eine Muskelzuckung zur Folge hat. Um die Zeit zu markieren, ist noch eine Stimmgabel St angebracht, deren eine Zinke an ihrem freien Ende eine Zeichenfeder V trägt, welche, genau vertikal unter dem Zeichenstift h des Muskels stehend, die Schwingungen der angeschlagenen Stimmgabel (100 Schwingungen in der Sekunde) auf der Zeichenplatte aufschreibt. Nun wird in dem Momente, wo infolge Abziehens des Stechers A die Zeichenplatte losfliegt, die Stimmgabel durch den Stab D angeschlagen und zeichnet ihre Schwingungen in Form der auf der Figur dargestellten, unteren wellenförmigen Kurve auf. Die Abbildung (Fig. 82) zeigt den eben beendeten Versuch; der Stecher A ist abgezogen, die Wippe w vom Metallsäulchen e fortgeschlagen, die Platte weit nach rechts geflogen, sodaß die Zeichenstifte h und V schon jenseits der Platte stehen. Auf der Platte sieht man zu unterst die „zeitmarkierende" Schwingungskurve der Stimmgabel, darüber die Zuckungskurven: a ist der Moment der Reizung, b der Anfang der Muskelverkürzung bei Reizung der dem Muskel nahen, c bei Reizung der vom Muskel möglichst entfernten Nervenstelle. — Sehr zweckmässig für solche Versuche ist auch Engelmann's Schleuderkymographion.

Für den motorischen Nerven des Menschen haben Helmholtz und Baxt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der Weise bestimmt, daß sie den direkt unter der Haut liegenden N. medianus einmal in der Ellenbeuge und dann in der Nähe des Handgelenks reizten und die dadurch bewirkte Verdickung der Muskeln des Daumenballens mittels eines auf sie aufgesetzten Hebels verzeichnen ließen. Behufs Immobilisierung ruhte die Hand und der Arm der Versuchsperson auf dem Tisch in einem erstarrten Gipsguß. Nach Helmholtz, S. Fuchs u. A. nimmt die Leitungsgeschwindigkeit mit steigender Reizstärke zu, ist aber bei gleicher Reizintensität für alle Strecken des Nerven gleich (R. du Bois-Reymond, Engelmann, G. Weiß). Auch für die sensiblen Nerven des Menschen hat man die Leitungsgeschwindigkeit mit

Hülfe der Reaktionszeit (s. Gehirn) bestimmt; doch sind wegen der Fehlerhaftigkeit der Methode die gewonnenen Zahlen nicht brauchbar. Die Leitungsgeschwindigkeit in den marklosen Endfibrillen hat Bockelmann an der Cornea des Frosches bestimmt. Gemessen an der Zeitdifferenz des Eintretens einer Reflexbewegung (Retractio bulbi), fand er sie von derselben Ordnung wie am Nervenstamm.

Tetanus. Folgen die Reizungen des Nerven so schnell auf einander, daß der Muskel in den Intervallen zwischen den einzelnen Reizungen nicht Zeit zum Erschlaffen hat, so erhält man eine dauernde Kontraktion, einen Tetanus. Reize, die auf den Nerv des Nervmuskelpräparates appliziert den Muskel in Tetanus versetzen, nennt man „tetanisierende Reize". Wir haben schon gelegentlich des Muskeltetanus (S. 343) gesehen, daß etwa 12 Einzelreize in der Sekunde bei frischen Froschmuskeln genügen, um Tetanus hervorzurufen. Man kann daher einen Muskel in Tetanus versetzen, wenn man durch seinen Nerven die schnell wechselnden Induktionströme eines Induktoriums hindurchschickt, dessen primäre Spirale durch eine selbsttätige Unterbrechungsvorrichtung nach Art des Wagner'schen Hammers (Fig. 51, S. 344) in häufigem Wechsel unterbrochen wird. Zum Tetanisieren des Nerven eignet sich daher der Schlittenmagnet-Elektromotor (Fig. 53, S. 346) vorzüglich. Auch durch mechanische Reizung des Nerven kann man Tetanus erzeugen, wenn nur die einzelnen Reize genügend schnell aufeinander folgen.

Um den Nerv vor dem Vertrocknen zu schützen, leitet man ihn mittels eines Faden durch eine Glasröhre, „feuchte Reizungsröhre", in der er auf zwei, etwa 1 cm von einander entfernten Platinringen aufliegt, von denen jeder mit je einem Ende der sekundären Spirale des Induktoriums verbunden ist.

Da durch den mechanischen Angriff der Nerv an der Applikationstelle verändert und einer weiteren Erregung von dieser Stelle aus unfähig wird, so muß man den mechanischen Reiz successive auf tiefere, dem Muskel nähere Stellen des Nerven einwirken lassen. Hierzu dient Heidenhain's Tetanomotor. Ein an den verlängerten Anker des Wagner'schen Hammers (Fig. 51, S. 344) angebrachter und dadurch elektromagnetisch in Tätigkeit versetzter Elfenbeinklöpfel hämmert auf den darunter in einer Elfenbeinrinne liegenden Nerven eines Schenkelpräparates, der langsam unter ihm fortgezogen wird, sodaß immer neue, dem Muskel nähere Partien des Nerven in die Wirkungsphäre des Hammers kommen. Auf diese Weise gelingt es, einen dem elektrischen gleichen mechanischen Tetanus hervorzurufen.

Abhängigkeit der Zuckungshöhe von der Reizstärke. Beim elektrischen Reiz kann man die Stärke oder Intensität variieren, und zwar für Induktionschläge durch die Entfernung der sekundären Rolle des du Bois'schen Magnetelektromotors von der primären. Spannt man den Muskel in das Myographion (Fig. 57, S. 349) ein und brückt den Nerv über Elektroden, die zur sekundären Rolle des Induktoriums gehen, so findet man, wenn man die möglichst weit entfernte sekundäre Rolle allmählich der primären nähert, einen Punkt, bei dem der Muskel auf den Oeffnungsinduktionschlag eben eine minimale Zuckung ausführt, „Reiz-

schwelle". Je näher man dann mit der sekundären Rolle rückt, desto höher sieht man die Zuckungen ausfallen. Es ist nunmehr die Zuckungshöhe direkt abhängig von der Intensität der Reizung. Dieser Bereich ist aber bei der Reizung vom Nerven aus nur klein: sehr bald erhält man eine „maximale" Zuckung; man ist so an die Grenze der größten auf einen Einzelreiz zu erlangenden Zuckungshöhe gelangt. Steigert man die Stromstärke noch weiter, so erhält man keine größere Zuckungshöhe. Gleichwie die Höhe der Einzelzuckung, ist auch die Höhe des Tetanus von der Intensität der Reizung direkt abhängig.

Reizbarkeit des Nerven. Unter Reizbarkeit versteht man die Fähigkeit des Nerven, durch Reize angesprochen zu werden, d. h. in dem von ihm versorgten Muskel eine Zuckung auszulösen. Die Reizbarkeit ist um so größer, je kleiner der Reiz zu sein braucht, um den Nerven in Tätigkeit zu versetzen, und um so kleiner, je stärker der Reiz sein muß, um eine Muskelzuckung auszulösen. Um die Reizbarkeit zu bestimmen, verfährt man am besten so, daß man die weiteste Entfernung der sekundären Rolle des Induktoriums von der primären aufsucht, bei der der Oeffnungsinduktionschlag eben eine minimale Zuckung auslöst, „Methode der minimalen Reize". Prüft man so die Reizbarkeit des unversehrten, mit dem Körper im natürlichen Zusammenhange befindlichen Nerven, so zeigt sie sich nach I. Munk und P. Schultz, sowie O. Weiß überall gleich.

Prüft man aber die Reizbarkeit eines vom Organismus oder vom Zentrum (Rückenmark) abgetrennten oder auch nur in seinem Verlaufe irgend geschädigten Nerven eine Zeit danach an verschiedenen Stellen seines Verlaufes, so findet man nach Pflüger, daß die Reizbarkeit in den oberen Partien des Nerven größer ist als in den unteren, oder mit anderen Worten: um von Stellen des Nerven aus, die vom Muskel weiter entfernt sind, eine minimale Zuckung zu erhalten, bedarf es geringerer Stromstärken als für die dem Muskel näheren Stellen. Heidenhain hat aber gezeigt, daß beim durchschnittenen Nerven die Reizbarkeit in der Nähe des Querschnittes zunächst gesteigert ist. Weiterhin nimmt sie zunächst am oberen Ende allmählich ab und erlischt schließlich ganz, sodaß selbst die stärksten Induktionschläge keine Zuckung mehr auszulösen vermögen. Man bezeichnet dies Verhalten der Nervenstrecke als „Absterben". Allmählich setzt sich das Absterben nach dem Muskel hin fort, schließlich erhält man von keinem Punkte des Nerven aus mehr Zuckung, wohl aber noch vom Muskel aus, weil dieser später abstirbt, als der Nerv. Es stirbt also der Nerv von der Schnittfläche nach der Peripherie hin ab „Valli-Ritter'sches Gesetz". Diese Erscheinungen erklären sich nach du Bois-Reymond ungezwungen auch unter der Voraussetzung eines in der ganzen Länge gleichmäßigen Absinkens der Reizbarkeit, wenn dabei gleichzeitig die Fähigkeit der Fortleitung abnimmt. Uebrigens verliert bei Quetschung des Nerven

die geschädigte Nervenstrecke nach Schiff und Erb früher ihre Reizbarkeit als ihr Leitungsvermögen, „Duchenne's Phänomen". Die Veränderung, welche die Reizbarkeit durch diese (Verletzung, Absterben) und andere Einflüsse (Kälte, Wärme, konstanter Strom u. a.) erfährt, könnte als „Erregbarkeit" unterschieden werden.

Die Reizbarkeit wird durch Erwärmen (über 30°) wie durch Abkühlen des Nerven (unter 15°) nach Rosenthal und Grützner für kurze Zeit gesteigert, dann bis zum Verschwinden vermindert. Ueber 44° C. stirbt der Nerv schon in ca. 15 Minuten ab, bei 75° in wenigen Sekunden; bei mittlerer Zimmertemperatur und in feuchter Luft können die dem Muskel nahen Partien eines mit dem M. gastrocnemius verbundenen N. ischiadicus 1—5 Tage reizbar bleiben.

Während im allgemeinen Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit in gleicher Weise beeinflußt werden, gibt es doch auch Bedingungen, in denen dies nicht der Fall ist. Dazu gehören das etwa erwähnte Duchenne'sche und ferner das Erb'sche (S. 433) Phänomen. Läßt man ferner auf eine beschränkte Nervenstelle gewisse Narkotika einwirken, wie CO_2, CO, Chloroform, Aether, Alkohol, so tritt ein Stadium ein, wo die Erregbarkeit für maximale Reize an der narkotisierten Stelle aufgehoben, die Leitungsfähigkeit für oberhalb angebrachte Reize aber erhalten ist (Grünhagen). Dies ist aber nur ein Uebergang zu dem zweiten Stadium (Szpilman und Luchsinger u. a.), wo übermaximale Reize von der narkotisierten Strecke noch wirken, von oberhalb aber nicht mehr, wo also Erregbarkeit noch vorhanden, aber die Leitungsfähigkeit aufgehoben ist. Aehnlich wirken nach H. Beyer viele Riechstoffe. Der hinfälligste, zuerst absterbende Teil sind die motorischen Endapparate (Endplatte, Geweih); sie erweisen sich schon abgestorben zu einer Zeit, wo im Muskel selbst wie im Nerven noch Tätigkeitsäußerungen zu beobachten sind (Kurarewirkung, S. 440; Aktionsströme, S. 442).

Unermüdbarkeit und Stoffwechsel des Nerven. Tetanisiert man einen Nerven einige Zeit lang elektrisch, so sieht man den Muskeltetanus immer weniger ausgiebig und von kürzerer Dauer werden: schießlich bleibt jede Wirkung aus. Daraus hat man schließen wollen, daß, wie beim tätigen Muskel (S. 364), so auch beim Nerven Ermüdung eintritt. Konnte aber nicht der Nerv seine Reizbarkeit bewahrt haben und das Ausbleiben des Tetanus nur die Folge der Muskelermüdung sein? In der Tat haben neuerdings Bernstein, Bowditch u. a. nachgewiesen, daß der Nerv so gut wie unermüdbar ist. Wird nach Injektion von Kurare, das die motorischen Nervenendigungen lähmt (S. 440), beim künstlich respirierten Säugetier ein Nerv, z. B. der Ischiadicus, stundenlang tetanisiert, so sieht man, wenn weiterhin die Giftwirkung schwindet, die Nervenreizung wieder Muskeltetanus hervorrufen. Also hat die stundenlang fortgesetzte Reizung den Nerven nicht ermüdet. Damit steht auch im Einklang, daß der Stoffverbrauch an und für sich im Nerven minimal ist, worauf auch schon die auffallend geringe Blutversorgung der Nervenstämme gegenüber anderen Organen hinweist. Ein Unterschied in der chemischen Zusammensetzung des ruhenden und des gereizten Nerven ist bisher nicht zu konstatieren gewesen; auch eine aus den chemischen Pro-

zessen resultierende Wärmebildung ist für den Nerven noch nicht nachgewiesen. Höchst wahrscheinlich sind beide, der Stoffverbrauch und die Wärmebildung von so geringer Größe, daß sie der Bestimmung mittels unserer gegenwärtigen Hülfsmittel entgehen.

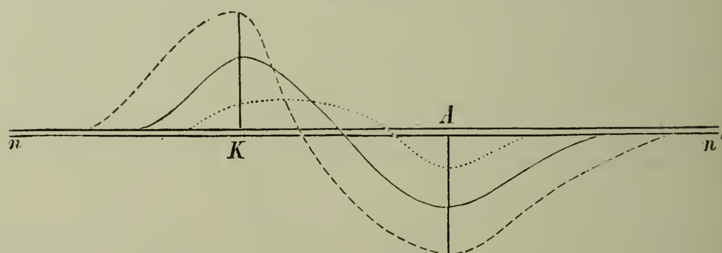
Nervendegeneration. Die Reizbarkeit des Nerven ist ferner abhängig von seiner normalen Ernährung, die nur erfolgen kann, wenn die Nervenfaser mit ihrer Nervenzelle (Neuronzelle) im Zusammenhang (S. 448) ist, daher ein ausgeschnittener Nerv relativ schnell seine Reizbarkeit einbüßt. Durchschneidet man z. B. einen motorischen Nervenstamm, so wird das peripherische Ende bei Säugetieren schon innerhalb 2 bis 6 Tagen, bei Kaltblütern beträchtlich später, unerregbar. Mit der Herabsetzung der physiologischen Leistungsfähigkeit gehen am peripherischen Stumpfe anatomische Veränderungen einher, bei den sensiblen Fasern schneller als bei den motorischen. Zunächst zeigt sich nach Engelmann infolge des Traumas eine Degeneration bis zum nächsten Schnürringe, sodaß auf dieser Strecke Mark und Achsenzylinder nicht mehr distinkt zu unterscheiden sind, dann nach der Peripherie zu fortschreitend die sog. fettige Degeneration des abgetrennten peripherischen Endes. Es tritt hier ein körniger Zerfall der Fibrillen ein; weiterhin zerfällt auch die zugehörige motorische Endplatte. Bei nicht zu weitem Auseinanderstehen des zentralen, nur in der allernächsten Nähe der Schnittfläche schwache Veränderungen zeigenden und des peripherischen Stumpfes kann Verheilung unter vollständiger Regeneration der Nervenfasern eintreten; dann kehrt auch die Funktionsfähigkeit derselben zurück. Starke Quetschung eines motorischen Nerven führt ebenfalls zur Degeneration. Bei der Regeneration tritt ein Stadium ein, in dem die Leitungsfähigkeit (bei einem gemischten Nerven für die sensiblen Bahnen früher, wie für die motorischen) wiedergekehrt ist, aber noch nicht die Reizbarkeit „Erb'sches Phänomen" (S. 429); um diese Zeit ist der Achsenzylinder bereits restituiert, aber noch nicht oder nur unvollständig die Markscheide. Alle chemischen Agentien und mechanischen Insulte, die wir bei den Reizen abgehandelt haben, vernichten auch die Reizbarkeit des Nerven. Destilliertes Wasser macht den Nerven unerregbar; nur „isotonische" (S. 195) Kochzalzlösung (von 0·6 bis 1 pCt.) beeinträchtigt die Reizbarkeit möglichst wenig.

Ueber die Art und Weise, wie die Regeneration zu stande kommt, sind die Ansichten noch geteilt. Die meisten nehmen mit Waller sen. (1852) an, daß vom zentralen Stück aus die Nervenfasern in das degenerierte Stück hineinwachsen, wobei letzteres gleichsam als Leitseil dient. Da nach der Regeneration die Funktion im wesentlichen wieder vollständig hergestellt ist, so müßten die neugebildeten Fasern dieselbe Endigung in der Peripherie erreichen, wie die entsprechenden degenerierten. Dies ist besonders merkwürdig beim Sympathikus, wo die durchschnittenen präzellulären Fasern nach der Regeneration gewöhnlich an dieselben sympathischen Zellen wieder herantreten, also mit denselben postzellulären Fasern verbunden sind, wie vorher. Demgegenüber vertritt neuerdings besonders Bethe die schon von Phillipaux und Vulpian

(1889) angenommene autogene Regeneration, wonach das peripherische Stück auch ohne Hilfe des zentralen Teiles ganz aus sich zu voller Funktionstüchtigkeit sich wieder herstellen kann.

Elektrotonus. Eine besonders interessante Aenderung der Erregbarkeit des Nerven bedingt die Durchleitung des konstanten Stromes. Bekanntlich bezeichnet man nach Faraday die positive Elektrode, also diejenige, durch welche der Strom eintritt, als Anode, die negative Elektrode, durch die der Strom austritt, als Kathode und den veränderten Zustand, in den die vom Strom durchsetzte Materie gerät, als Elektrotonus. Diese Bezeichnungen werden auf den Nerven übertragen. Für den sog. physiologischen Elektrotonus des Nerven hat nun Pflüger (1859) folgendes Gesetz aufgestellt: Jeder den motorischen Nerven durchfließende konstante Strom stellt an der Anode Verminderung der Erregbarkeit, Anelektrotonus, dagegen an der Kathode Erhöhung der Erregbarkeit, Katelektrotonus her. Diese Erregbarkeitsänderungen sind am stärksten in unmittelbarer Nähe der Anode resp. Kathode und nehmen von beiden nach oben und nach unten zu allmählich ab. Auf der innerhalb der Elektroden gelegenen, vom Strom durchflossenen, „intrapolaren“ Strecke besteht ebenfalls in der Nähe der Anode Anelektrotonus, in der Nähe der Kathode Katelektrotonus, und beide nehmen nach der Mitte zu allmählich ab bis zu einem Nullpunkt, „Indifferenzpunkt“. Je stärker der konstante Strom ist, der auch der polarisierende oder elektrotonisierende heißt, desto weiter dehnen sich die Erregbarkeitsänderungen über die Elektroden hinaus, „extrapolar“ aus. Auf der intrapolaren Strecke rückt der Indifferenzpunkt bei starken Strömen nach der Kathode, bei schwachen Strömen nach der Anode hin. Verzeichnet man (Fig. 83)

Fig. 83.



Erregbarkeitsänderung im Elektrotonus.

auf den Nerven (n n') als Abscissenachse die einem jeden Punkte desselben entsprechende Erregbarkeitsgröße als Ordinate, und zwar (bei A liegt die Anode, bei K die Kathode, der Strom durchsetzt also den Nerven in der Richtung von A nach K) den Erregbarkeitszuwachs im Katelektrotonus als positive, die Erregbarkeitsverminderung im Anelektrotonus als negative Ordinate und verbindet die Enden dieser Ordinaten, so erhält man für die einzelnen Strom-

stärken die Kurven der Erregbarkeitsänderung im Elektrotonus. Die gestrichelte Kurve entspricht der größten, die ausgezogene Kurve der mittleren, die punktierte Kurve einer geringeren Stromstärke. Man bezeichnet diese Veränderung der Erregbarkeit zum Unterschiede von einer anderen, durch den konstanten Strom bewirkten Veränderung (S. 443) auch als „physiologischen Elektrotonus".

Durch den Versuch kann man sich von diesen Erregbarkeitsänderungen einfach so überzeugen, daß man die Enden der sekundären Spirale des Induktoriums, „Reizstrom", zu einer dem Muskel näheren Stelle des Nerven führt und diejenige Entfernung der sekundären von der primären Spirale aufsucht, bei welcher der Muskel eben zu zucken anfängt (Methode der minimalen Reize). Schickt man nun durch eine höher gelegene Nervenstrecke mittels unpolarisierbarer Elektroden (S. 372) einen konstanten Strom, „Polarisationstrom", in der Richtung vom oberen Ende des Nerven zum Muskel, „absteigender Strom„, so gerät die extrapolare Strecke, auf die der Induktionsreiz wirkt, in Katelektrotonus, und demgemäß sieht man die Zuckungshöhe beträchtlich zunehmen. Nähert man umgekehrt die sekundäre Spirale des Induktoriums der primären so weit, daß eine maximale Zuckung ausgelöst wird, und wendet man nun den konstanten Strom, sodaß er den Nerven in der Richtung vom Muskel zum Zentrum durchsetzt, „aufsteigender Strom", so gerät die extrapolare Strecke in Anelektrotonus, und als Folge davon nimmt die Zuckungshöhe beträchtlich ab. Zum Nachweis des intrapolaren Elektrotonus kann man den Induktionsreiz nicht verwenden, weil dieser in den polarisierenden Strom einbrechen würde und umgekehrt; hier bringt man auf die intrapolare Strecke einen chemischen Reiz (konzentrierte Kochsalzlösung), der nach einiger Dauer der Einwirkung mäßig tonische oder klonische Zuckungen hervorruft, und weist nach, daß diese Zuckungen, wenn die Kathode sich näher dem Muskel befindet, verstärkt werden; das Umgekehrte gilt für die Anode.

Is der durch den Nerven geschickte konstante Strom von sehr großer Intensität, so erfolgt, wie Pflüger und Bezold gezeigt haben, in der in Anelektrotonus versetzten Strecke, außer der Erregbarkeitsabnahme, noch eine Herabsetzung der Leitungsfähigkeit und Leitungsgeschwindigkeit, ja es kann unter Umständen die anelektrotonisierte Strecke sogar vollkommen leitungsunfähig werden. Umgekehrt ist die Leitungsfähigkeit und -Geschwindigkeit an der Kathode vergrößert.

Die durch den Elektrotonus veränderte Erregbarkeit kehrt nach dem Oeffnen des Stromes nicht sofort zu ihrem ursprünglichen Wert zurück, sondern es tritt erst eine Erregbarkeitsänderung im entgegengesetzten Sinne auf, die man zum Unterschiede von der elektrotonischen als „Modifikation der Erregbarkeit" bezeichnet. Die anelektrotonische Strecke zeigt zunächst eine gesteigerte (positive Modifikation), die katelektrotonische eine herabgesetzte Erregbarkeit (negative Modifikation). Diese Modifikationen bestehen in der Regel nur für Bruchteile einer Sekunde; sie halten um so länger an, je stärker der Strom und je länger seine Dauer war. Bestehen sie längere Zeit, so können etwa vorhandene latente Er-

regungen (Eintrocknung) durch die erhöhte Erregbarkeit der anelektrotonischen Strecke wirksam werden und zu einer tetanisierenden Erregung des Nerven führen. Oeffnungstetanus oder Ritter'scher Tetanus.

Der Oeffnungstetanus verschwindet bei Wiederschließung und wird verstärkt bei Schließung in entgegengesetzter Richtung (Volta'sche Abwechselungen). Das letztere erklärt sich daraus, daß die erregte Strecke in Katelektrotonus, also in erhöhte Erregbarkeit versetzt wird. Bisweilen erhält man nach Schließung eines Stromes, bes. des absteigenden, anhaltende Zuckungen, die sich bis zum Tetanus steigern können (Pflüger's Schließungstetanus). Auch hier muß man annehmen, daß latente Erregungen durch den Katelektrotonus des Stromes wirksam werden. Diese Tetani geben keinen sekundären Tetanus, zeigen aber intermittierende Aktionströme (nachweisbar mit dem Kapillarelektrometer oder dem Telephon)

Erregung des frischen Nerven durch den konstanten Strom. Läßt man einen konstanten Strom durch den Nerven gehen, so treten außer den angeführten Erregbarkeitsveränderungen während seiner Dauer auch noch Reizungen beim Oeffnen und Schließen auf, die verschieden sind je nach der Stärke des Stromes. Auf- und absteigende Ströme geben, wenn sie schwach sind, stets nur Schließungzuckung. Verstärkt man den Strom, so treten allmählich auch Oeffnungzuckungen auf, die weiterhin den Schließungzuckungen an Stärke gleich werden. Verstärkt man den Strom noch weiter, so werden für den aufsteigenden Strom die Schließungzuckungen, für den absteigenden Strom die Oeffnungzuckungen schwächer, und schießlich findet man eine Stromstärke, bei der man Zuckung nur bei Schließung des absteigenden und nur bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes erhält. Es ergibt sich so nach Pflüger als Zuckungsgesetz für den konstanten Strom (es bedeutet ↑ aufsteigender, ↓ absteigender Strom, S Schließung, O Oeffnung, Z Zuckung, R Ruhe):

Stromrichtung	Schwacher	Mittelstarker	Starker
		Strom	
↓	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. Z. O. R.
↑	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. R. O. Z.

Aus den beschriebenen elektrotonischen Veränderungen läßt sich die Erklärung für das Zuckungsgesetz ableiten, wenn man mit Pflüger annimmt, daß nur das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus als Reiz wirkt, und zwar ersteres in stärkerem Grade als letzteres, „polares Erregungsgesetz".

Schwache Ströme geben deshalb nur Schließungszuckung, weil das Entstehen des Katelektrotonus bei dieser Stromdichte eben noch als Reiz wirkt,

nicht aber der beim Oeffnen verschwindende Anelektrotonus, der ja schwächer als der Katelektrotonus ist. Bei mittelstarken Strömen genügt die Stärke des Katelektrotonus und des Anelektrotonus, um sowohl Oeffnung- als Schließungzuckungen hervorzurufen. Bei starkem aufsteigenden Strom herrscht in der nach dem Muskel zu gelegenen Nervenstrecke Anelektrotonus, der bei der Stärke des Stroms zugleich mit Leitungsunfähigkeit dieser Strecke verbunden ist, sodaß die vom Entstehen des Katelektrotonus ausgehende Erregung der oberhalb gelegenen Nervenstrecke sich durch die leitungsunfähige untere Strecke nicht bis zum Muskel fortpflanzen kann, daher das Fehlen der Schließungszuckung beim aufsteigenden Strom. Bei der Oeffnung des Stroms wirkt das Verschwinden des Anelektrotonus erregend. Ebenso erfolgt Zuckung beim Schließen des absteigenden starken Stromes, weil der verschwindende Katelektrotonus erregend wirkt. Dagegen fehlt die Oeffnungzuckung, weil die Leitungsfähigkeit der ganzen intrapolaren Strecke sich bei so starken Strömen als außerordentlich herabgesetzt erweist, und daher die erregende Wirkung des verschwindenden Anelektrotonus nicht zum Muskel gelangt. Daß in der Tat das Verschwinden des Anelektrotonus als Reiz wirkt, hat Pflüger mit Hilfe des Ritter'schen Oeffnungstetanus (S. 436) bewiesen: wenn man den konstanten Strom längere Zeit durch eine lange Nervenstrecke geschlossen läßt, dann artet die Oeffnungzuckung in Tetanus aus. Bei einem Strom in aufsteigender Richtung herrscht in der Strecke nach dem Muskel zu Anelektrotonus; durchschneidet man nun den Nerven in der intrapolaren Strecke zwischen den Elektroden, so bleibt der Tetanus unverändert bestehen; das Verschwinden des Anelektrotonus erfolgt hier an dem mit dem Muskel noch verbundenen Nervenstück. Durchschneidet man bei absteigendem Strom den Nerv intrapolar, so kommt der Muskel auf der Stelle zur Ruhe, weil hier diejenige Strecke, in welcher der Anelektrotonus verschwindet, d. h. die obere zentral gelegene vom Muskel abgetrennt ist. — Der im Absterben nach Valli-Ritter (S. 431) seine Erregbarkeit stetig ändernde Nerv zeigt auch ein modifiziertes Zuckungsgesetz.

Waller jun. und Watteville haben gezeigt, daß unter Berücksichtigung gewisser Umstände auch bei den unversehrten Nerven des Menschen die durch den konstanten Strom hervorgerufenen Erregbarkeitsänderungen und damit das Zuckungsgesetz analog sind denen am frisch ausgeschnittenen Froschnerven.

Allgemeines Gesetz der Nervenerregung. Die elektrotonischen Erscheinungen und ihre Beziehungen zum Zuckungsgesetz zeigen klar, was die anderen Reizarten schon wahrscheinlich gemacht haben, daß jede Erregung des Nerven durch Veränderung seines Zustandes zu stande kommt; je schneller diese Veränderungen vor sich gehen, desto leichter wird der Nerv erregt. Besonders scharf läßt sich dies für den elektrischen Reiz nachweisen. Jede Veränderung eines den Nerven durchfließenden elektrischen Stromes kann den Nerven erregen, wenn sie stark genug ist und mit genügender Geschwindigkeit vor sich geht. Verstärkt man den durch den Nerven fließenden schwachen Kettenstrom ganz langsam und allmählich, „Einschleichen des Stromes“, so bleibt die Erregung aus. Wie alle Wirkungen strömender Elektrizität auf den Leiter selbst (thermische, elektrolytische), ist auch die physiologische, die

auf den Nerven, nicht der Stromintensität (J) proportional, d. h. derjenigen Elektrizitätsmenge, welche in der Zeiteinheit durch jeden gegebenen Querschnitt des Leiters strömt, vielmehr dem Quotienten aus dem Querschnitt des Nerven in die Intensität, der sog. Stromdichte $\left(D = \frac{J}{Q}\right)$ proportional. Es ist, wie das zuerst E. du Bois-Reymond (1848) ausgesprochen hat, nicht der absolute Wert der Stromdichte in jedem Augenblick, auf den der (Bewegungs-) Nerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Wertes von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Größe vor sich gehen, oder je größer sie in der Zeiteinheit sind. Dadurch wird es auch verständlich, warum die kurzdauernden, aber hochgespannten Induktionströme sich besonders zur Nervenerregung eignen, und zwar Oeffnungs-Induktionschläge noch besser als Schließungs-Induktionschläge (S. 345).

Kurzdauernde Ströme wirken nur bei der Schließung; Induktionströme erregen nur an der Kathode, also nur bei ihrem Entstehen. Wird die Schließungsdauer des konstanten Stromes immer kürzer, so fällt schließlich auch die Schließungserregung fort. Die Minimaldauer, die zur Erregung nötig ist, hängt ab von der Stromstärke.

Ist nur das eine Ende der sekundären Spirale mit einem Nerven verbunden, das andere mit einem Konduktor von großer Kapazität (Erde), so können bei starken Induktionströmen doch Zuckungen im Nerv-Muskelpräparat auftreten: unipolare Induktionswirkung. Diese Wirkungen geben bei Reizversuchen am Tier zu Täuschungen Anlaß, indem der die Reizelektroden überbrückende Nerv wegen seines außerordentlichen Widerstandes (S. 426) die Schließung des Reizkreises unvollkommen macht und das Tier den Konduktor darstellt. Es können dann durch Ausbreitung andere Nerven gereizt werden, deren Wirkung als von dem im Reizkreis (auf den Elektroden) befindlichen Nerv herrührend erscheint. Dagegen schützt man sich, indem man bei spielendem Hammer die Induktionströme sich durch eine metallische Nebenschließung (du Bois-Reymond's Schlüssel) abgleichen läßt, die erst im Augenblick des Reizens weggeräumt wird; ferner, indem man die untere, dem Tier zu gelegene Elektrode mit der Erde (Gasleitung) in Verbindung setzt (Engelmann).

Nunmehr wird auch eine Erscheinungsreihe der tierischen Elektrizität (S. 372) verständlich. Legt man auf ein Schenkel- oder Nervenmuskelpräparat A den Nerven eines zweiten Gastroknemius B so, daß ein Teil des Nerven von B die Sehne und ein anderer die Muskelfaseroberfläche von A berührt, so stellt der Nerv von B den ableitenden Bogen vor, der negativen Querschnitt und positiven Längsschnitt des Muskels von A verbindet; daher geht ein Strom (S. 373) durch den Nerven. Das Einbrechen dieses Stromes in den Nerven von B beim Anlegen desselben an den Muskel von A kann als Reiz wirken und eine Zuckung im Muskel B hervorrufen: es ist dies Galvani's „Zuckung ohne Metalle“ (S. 374). Dieser Versuch beweist auf das einfachste, und ohne

daß es einer stromanzeigenden Magnetnadel bedarf, den Strom des (absterbenden) ruhenden Muskels; du Bois-Reymond bezeichnete deshalb ein Schenkelpräparat auch als „stromprüfenden Froschschenkel" (physiologisches Rheoskop). Bringt man nun durch Reizung des Nerven den Muskel A zur Zuckung, so zuckt auch der Muskel von B: Galvani's „sekundäre Zuckung"; der Muskelstrom von A erleidet bei der Zuckung eine negative Schwankung (S. 375), diese Schwankung erfolgt auch in dem vom Nerven B dargestellten ableitenden Bogen, und infolge dieser plötzlichen Verminderung der Stromdichte im Nerven von B zuckt auch der zugehörige Muskel. Legt man nach Matteucci (1842) den Nerv eines Schenkpräparates auf ein schlagendes Säugetierherz, so erfolgt mit jeder Pulsation eine Zuckung des Schenkels; ebenso zuckt nach Schiff, wenn man den Phrenicus nahe am Herzen durchschnitten hat, das Zwerchfell bei jedem Herzschlage. Tetanisiert man den Nerven eines Schenkelpräparates A, dessen Muskel der Nerv eines zweiten Präparates B aufliegt, so gerät auch der Muskel von B in „sekundären Tetanus" (du Bois-Reymond). Daraus geht unter Berücksichtigung des eben entwickelten allgemeinen Gesetzes der Nervenerregung hervor, daß im tetanisierten Muskel schnell auf einander folgende Schwankungen seiner elektrischen Wirksamkeit erfolgen. Denn nur durch solche Schwankungen der Stromstärke kann im Nerven von B eine tetanisierende Reizung zu stande kommen: es ist dies zugleich ein weiterer Beweis dafür, daß der Muskel beim Tetanus in fortwährender innerer Bewegung begriffen ist (S. 376). Da die Willkürbewegungen zumeist tetanischer Art sind (S. 343), so sollte man auch vom willkürlich insbes. anhaltend kontrahierten Muskel sekundären Tetanus erhalten. Das ist aber merkwürdigerweise nicht der Fall (Harless, du Bois-Reymond). Die Ursache davon ist noch zweifelhaft. Jedenfalls ist das kein Beweis gegen die Diskontinuität des willkürlichen Tetanus, da man mittelst des Telephon dieselbe nachweisen kann.

Das allgemeine Gesetz der elektrischen Nervenerregung gilt für jede Art der Erregung. Man ist im Stande, durch einen ganz allmählich gesteigerten Druck auf den Nerven, z. B. durch Umschnüren mit einer feuchten Fadenschlinge, die man langsam zuzieht, den Nerv zu zerquetschen, ohne daß Muskelzuckung folgt, während jede plötzliche Quetschung eine Erregung zur Folge hat. Aehnliches sieht man auch bei der chemischen Reizung (konzentrierte Kochsalzlösung). Demnach ergibt sich als allgemeines Gesetz der Nervenerregung: Die Erregung eines Nerven kommt zu stande, sobald eine Aenderung seines molekularen Zustandes mit hinreichender Schnelligkeit herbeigeführt wird.

Direkte und indirekte Reizung. Es bleibt noch zu erörtern, welches ist der Unterschied zwischen der Reizung des Muskels selbst, „direkte oder unmittelbare Reizung", und seiner Reizung vom Nerven aus, „indirekte oder mittelbare Reizung". Rosenthal hat gezeigt, daß man vom Nerven aus schon eine Zuckung erhält bei einer Stromdichte, die auf den Muskel selbst

wirkend denselben noch in Ruhe läßt, oder mit andern Worten: der Nerv hat eine höhere spezifische Reizbarkeit als der Muskel. Dagegen bewahrt der Muskel seine Leistungsfähigkeit viel länger als der Nerv, sodaß zu einer Zeit, wo von keinem Punkte des Nerven aus mehr Zuckung zu erhalten ist, der Muskel noch bei direkter Reizung zuckt; im allgemeinen ist dies beim Absterben sogar regelmäßig der Fall.

Was den Uebergang der Erregung von Nerv auf Muskel anlangt, ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß es sich dabei um eine direkte Uebertragung der molekularen, dem Erregungsvorgange zugrunde liegenden Prozesse von Nerv auf Muskel handelt, in ähnlicher Weise, wie sich ja auch in beiden Gewebselementen die Fortpflanzung der Erregung von Querschnitt zu Querschnitt vollzieht.

Muskelirritabilität. Ist der Muskel reizbar nur vom Nerven aus, oder gibt es, wie dies zuerst Haller (1750) ausgesprochen hat, eine spezifische Muskelirritabilität? Infolge des Vorhandenseins intramuskulärer Nervenenden ist es schwierig zu entscheiden, ob ein direkt auf den Muskel applizierter Reiz auf diesen selbst oder auf jene einwirkt. Kühne hat chemische Reize gefunden, die nur den Muskel und in gewisser Verdünnung resp. überhaupt nicht den Nerven erregen. Ammoniak ist ein überaus heftiger Muskelreiz, sodaß schon die Spuren von Ammoniak, die im Tabakrauch enthalten sind, den Muskel in fortwährende Zuckungen versetzen können, dagegen ist der Nerv nicht nur gegen Ammoniakdämpfe durchaus unempfindlich, sondern er stirbt auch in der stärksten Ammoniakflüssigkeit ab, ohne eine Zuckung hervorzurufen. Aehnlich verhält es sich mit Dämpfen von salpetriger und schwefliger Säure, sowie von Brom (S. 342). Konzentrierte Milchsäure und konzentriertes Glyzerin bringen, auf den Nerven wirkend, einen heftigen Tetanus hervor, während der Muskel durch diese Stoffe, ohne erregt zu werden, abstirbt. Ferner hat Kühne gezeigt, daß auf die nervenfreien oberen und unteren Enden des parallelfaserigen M. sartorius vom Frosch jene Nervenreize nicht wirken, wohl aber die Muskelreize. Vom Kurare (südamerikanisches Pfeilgift) ist es erwiesen, daß es nur auf die intramuskulären Nervenenden lähmend wirkt; nun kann man aber einen durch Kurarevergiftung entnervten Muskel durch Reize jeder Art zur Zusammenziehung bringen. Für die direkte Muskelreizbarkeit spricht endlich auch die Erscheinung, daß heftige mechanische Reizung des Muskels, z. B. ein Schlag auf die Gegend des M. deltoides, deutliche lokale Kontraktion (Wulstbildung) bewirkt, Schiff's „idiomuskuläre Kontraktion." Danach kann kein Zweifel sein, daß das Muskelgewebe an sich reizbar ist.

Elektrische Erscheinungen. Nach den Untersuchungen von E. du Bois-Reymond sind die Gesetze des Stromes des ruhenden Nerven die nämlichen, wie die des Stromes der ruhenden Muskeln (S. 373). Legt man am Nerven zwei Querschnitte an, so findet man, daß diese im allgemeinen sich gleichartig verhalten; dagegen verhält sich jeder Punkt des natürlichen Längsschnittes am Nervenstück zwischen den beiden Querschnitten stark positiv gegen jeden Punkt des Querschnittes. Zwei symmetrisch, gleichweit von der Mitte, dem Aequator, des Nerven ge-

legene Punkte des Längsschnittes verhalten sich gleichartig, zwei unsymmetrische, ungleichweit vom Aequator gelegene Punkte verhalten sich elektromotorisch ungleichartig. Es sind also die Nerven am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ elektrisch: die größte positive Spannung herrscht in der Mitte des Längsschnittes, am Aequator, und nimmt von da ab gleichmässig nach den Enden des Längsschnittes ab. Die elektromotorische Kraft des durch den ableitenden Bogen gehenden Stromes beträgt etwa 0·02—0·03 Volt[1]), ist also erheblich schwächer als beim Muskels. Der Strom nach Anlegung des künstlichen (mechanischen, chemischen, thermischen) Querschnittes nimmt verhältnismäßig schnell ab; Anlegung eines neuen Querschnittes stellt ihn in voller Stärke wieder her. Das beruht darauf, daß der Nerv bis zum nächsten Schnürring abstirbt: dann liegt aber die eine Elektrode in einer toten (Zell-) Strecke, die andere in einer lebenden und unverletzten (Zell-) Strecke. Beide geben als solche keinen Strom, sondern nur eine partiell verletzte (Zell-) Strecke.

Die Abhängigkeit der elektromotorischen Kraft von den Lebenseigenschaften, von der Reizbarkeit des Nerven besteht in gleicher Weise, wie beim Muskel. Schon das kleinste Nervenstückchen zeigt elektromotorische Wirksamkeit, sofern es nur Längs- und Querschnitt besitzt. Dagegen zeigt der abgestorbene tote Nerv keine elektrischen Erscheinungen. Alle Nerven, gleichviel welches ihre physiologische Funktion ist, zeigen den Strom und ebenso auch die Nerven aller Tiere in vollständig übereinstimmender Gesetzmäßigkeit.

Bei manchen Nerven zeigt sich bei der Ableitung von beiden Querschnitten die Negativität derselben verschieden stark, sodaß ein Strom entsteht. „Axialstrom".

Temperaturen über 2° C. erhöhen nach Steiner die elektromotorische Kraft des Froschnerven, die zwischen 14° und 25° C. ihr Maximum erreicht, um dann wieder zu sinken.

Auch der Ruhestrom des Nerven erklärt sich, analog wie der des Muskels, als „Demarkationstrom". Dem völlig unversehrten Nerven kommt in der Ruhe keine elektromotorische Wirksamkeit zu (vergl. S. 375).

Strom des tätigen Nerven. Leitet man den Nerven von Längs- und Querschnitt ab und bringt ihn dann durch irgend einen tetanisierbaren Reiz zur Tätigkeit, so sieht man nach der Entdeckung von du Bois-Reymond den Strom schwächer werden. Es ist hierbei gleichgültig, ob die tetanisierende Wirkung durch elektrische Reizung (Induktionströme) oder durch mechanische (Heidenhain's Tetanomotor [S. 430]) oder endlich durch chemische Reizung (konz. Gly-

---

1) Die Potentialdifferenz (E) von 1 Volt (V) gibt in 1 Ohm (Widerstand einer Quecksilbersäule von 106 cm Länge, 1 mm² Querschnitt) den Strom von 1 Ampère ($1\,A = \frac{1\,V}{1\,\Omega}$).

zerin) hervorgerufen wird; stets beobachtet man eine Abnahme des ruhenden Nervenstromes. Diese Erscheinung ist analog der negativen Schwankung des Muskelstromes bei der Tätigkeit, und man bezeichnet sie daher auch als die negative Schwankung des Nervenstromes. Wir haben hierin das einzige Anzeichen für innere Vorgänge im Nerven während der Tätigkeit (S. 424), während wir, abgesehen hiervon, zur Erkennung der letzteren den Nerven in Verbindung mit dem Muskel lassen müssen. Die sog. negative Schwankung besagt nur, daß die elektrischen Spannungsdifferenzen im Nerven bei seiner Tätigkeit abnehmen. Auch für Einzelreize läßt sich die negative Schwankung nachweisen. Auch wenn, wie beim völlig unversehrten Nerven, in der Ruhe keine elektrische Spannungsdifferenz besteht, wird bei der Erregung der Nerveninhalt elektromotorisch wirksam; man erhält bei geeigneter Ableitung von zwei Längsschnittstellen (am abgekühlten Nerv) einen doppelsinnigen Aktionstrom, wie beim Muskel, dessen erste Phase der Erregung gleichläufig, dessen zweite Phase der Erregung gegenläufig ist. Beim Tetanus erhält man bei solcher Ableitung am Galvanometer keine Wirkung, weil die abwechselnde Negativität der beiden Elektroden sich in ihrer Wirkung auf die träge Magnetnadel aufhebt; wohl ist dies aber mit den gegen schnelle Stromschwankungen viel empfindlicheren Apparaten, dem Telephon und dem Kapillarelektrometer, möglich. Also auch für den Nerven gilt, daß jede erregte Stelle sich negativ verhält gegen jede unerregte.

Ist der Aktionstrom des Nerven wirklich das Anzeichen der sich fortpflanzenden Erregungswelle (S. 426), so muß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprinzips, wie sie sich durch Erregung des Muskels zur Zusammenziehung kundgibt, mit der Fortpflanzung des Nervenprinzips, wie sie sich durch den Aktionstrom kundgibt, zusammenfallen. Bernstein ist es gelungen, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionstromes, der kein Latenzstadium besitzt, zu etwa 28 m in der Sekunde zu bestimmen, ein Wert, der genügend mit dem für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprinzips gefundenen (S. 428) übereinstimmt. Aus dieser Uebereinstimmung darf wohl geschlossen werden, daß negative Schwankung und Erregnug des Nerven zwei innig mit einander verbundene Vorgänge sind.

E. Hering fand zuerst an der Retina, daß der negativen Schwankung nach Aufhören des tetanisierenden Reizes eine positive Nachschwankung folgt. Das ist dann von ihm, Head und Biedermann auch für andere Nerven bestätigt und im Sinne eines Restitutionsprozesses nach voraufgegangener Erregung gedeutet worden.

Doppelsinniges Leitungsvermögen. Die Erscheinung der negativen Schwankung läßt sich zur Entscheidung der Frage benutzen, ob sich die Innervation im Nerven nur in der einen Richtung, also beim motorischen Nerven in der Richtung von der Reizstelle zum Muskel hin, oder ob die Erregung, die an einer Nervenstelle stattfindet, sich nach beiden Enden des Nerven zu bewegt, ob also ein doppelsinniges Leitungsvermögen der

Nerven besteht. Offenbar kann der einfache Versuch darüber nichts aussagen, denn selbst wenn bei Reizung eines motorischen Nerven die Erregung sich auch nach dem Zentrum fortpflanzte, so fehlt es dort gewissermaßen an einem Endorgane, das die Wirkung der stattfindenden Erregung zur Anschauung bringen könnte. Du Bois-Reymond hat gezeigt, daß sich die negative Schwankung für alle Spinalnerven von der gereizten Stelle nach oben und unten verbreitet, die negative Schwankung ist zentral und peripherisch von der Reizstelle nachweisbar, und damit ist die Frage endgültig zugunsten des doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nerven entschieden. Die sonstigen dafür ins Treffen geführten Beweise erscheinen nicht so eindeutig.

Einer dieser Beweise, Kühne's „Zweizipfelversuch", sei hier erwähnt. Der zum M. gracilis des Frosches tretende Nerv spaltet sich gabelförmig in zwei Aeste, einen für die obere, den anderen für die untere Hälfte des Muskels. In der Gabelung teilen sich die Achsenzylinder der einzelnen Fasern mit je einem Ast für die obere und die untere Hälfte des Muskels. Schneidet man den Muskel zur Hälfte quer durch, doch ohne die Gabel zu verletzen, und reizt man nur einen Ast der Gabel, so zucken doch beide Hälften. Die Erregung geht also im gereizten Ast nicht nur abwärts, sondern auch aufwärts und dann im anderen Ast wieder abwärts.

Elektrotonus. Wird ein Nerv, an einer Strecke von einem konstanten (polarisierenden) Strom durchflossen, so zeigt sich nach du Bois-Reymond außer der früher besprochenen Erregbarkeitsänderung (S. 434) auch eine Aenderung im elektromotorischen Verhalten des Nerven. Man bezeichnet die erstere auch wohl als physiologischen Elektrotonus, die letztere als physikalischen. Leitet man nämlich den Nerven an einer zweiten Stelle (etwa am Ende von Längs- und Querschnitt) zum Galvonometer ab, so erhält man Ausschläge, als ob den Nerven in seiner ganzen Länge ein dem polarisierenden gleichgerichteter Strom durchfließt, der sich, falls ein Bestand- (Demarkations-)Strom in der abgeleiteten Strecke vorhanden ist, zu diesem algebraisch summiert. Der Demarkationstrom wird also, je nach der Richtung, verstärkt (wenn das Nervenende hinter dem polarisierenden Strom, Anoden-Ende) oder geschwächt (wenn das Nervenende vor dem polarisierenden Strom, Kathoden-Ende abgeleitet wird). Dieser elektrotonische Zuwachs ist um so stärker, je stärker der polarisierende Strom ist; bei gleicher Stromstärke, je länger die durchflossene Strecke ist; ferner je näher die abgeleitete Strecke der polarisierenden liegt. Auf der Seite der Anode ist der Zuwachs stärker als auf der Kathodenseite; er fehlt, wenn der polarisierende Strom quer durch den Nerven geht; er ist auch an entfernten Stellen schon im Moment der Schließung vorhanden. L. Hermann nimmt daher an, daß diese als Elektrotonus bezeichneten Ströme Zweige des polarisierenden Stromes sind, der sich wegen der eigentümlichen Polarisierbarkeit des Nerven zwischen Markhülle und Achsenzylinder an der Grenze von beiden sehr weit längs des Nerven ausbreiten muß. Diese Erscheinungen lassen sich auch künstlich herstellen, wenn man einem Metalldraht, der von einem feuchten Leiter umgeben ist („Kernleitermodell"), an einer Stelle mittels des letzteren einen Strom zuleitet. Auch der Nerv soll aus zwei konzentrischen Schichten bestehen, zwischen denen Polarisation stattfindet

(Hermann). Gegen diese rein physikalische Erklärungsweise haben Biedermann u. A. angeführt, daß der tote Nerv keinen Elektrotonus zeigt, auch nicht der durch Aether narkotisierte an entfernten Stellen. Kälte vermindert den Elektrotonus bis zum Verschwinden. Unterbricht man den Nerven zwischen polarisierender und abgeleiteter Stelle, so ist der Elektrotonus aufgehoben. Auch marklose Nervenfasern zeigen Elektrotonus. Neuere Untersuchungen, insbesondere solche über den zeitlichen Verlauf der elektrotorischen Ströme (Garten), machen es wahrscheinlich, daß der sog. physikalische Elektrotonus aus zwei Komponenten besteht, einer rein physikalischen, die besonders am markhaltigen Nerven ähnlich wie am Kernleitermodell auftritt, und einem physiologischen, der durch eine Alteration der lebenden Substanz, eine gegensinnige Reaktion derselben gegen den polarisierenden Strom, zu Stande kommt (Hering, Biedermann).

Als Elektrotonus ist auch du Bois-Reymond's „parodoxe Zuckung" gedeutet worden. Reizt man von den beiden Aesten des Ischiadicus nur den Tibialis durch einen kräftigen konstanten Strom, so zuckt bei Oeffnung und Schließung des Stromkreises auch die vom Peroneus versehene Muskulatur. Es schien also, als ob das Gesetz der isolierten Leitung hier aufgehoben sei: deshalb wurde die Zuckung paradoxe genannt. Man erklärte dies aber daher, daß der im Tibialis entstehende elektrotonische Strom durch sein plötzliches Einbrechen in den Ischiadicusstamm auch die in ihm vorhandenen Fasern des Peroneuszweiges reizen sollte. Indes kann diese Deutung nicht zutreffen, da die Zuckung auch bei mechanischer Reizung eintritt. Es wird vielmehr der Peroneus-Anteil im Ischiadicus am oberen Querschnitt durch die negative Schwankung des Demarkationstromes des Tibialis-Anteiles gereizt (Steinach). In gleicher Weise kann man durch die negative Schwankung beim Tetanisieren eines Nerven einen anderen reizen und den zugehörigen Muskel zum Zucken bringen, wenn man die Nervenpräparate mit ihren freien Enden so an einander legt, daß Querschnitt neben Querschnitt liegt und die beiden Längschnitte sich auf eine Strecke weit berühren (E. Hering). Auch dann erfolgt die Reizung nicht durch die Elektrotonus-Schwankungen des ersten Nerven.

Außer am Muskel und Nerven lassen sich nach du Bois-Reymond und Rosenthal auch an den Drüsen elektromotorische Wirkungen (wirkliche „Ruheströme") nachweisen. Wo diese in größerer Zahl neben einander angeordnet sind: in der Schleimhaut des Magens und Darmkanals aller Tiere, sowie besonders schön, nach Engelmann, an der drüsenreichen Haut der Amphibien findet man die untere, dem Fundus oder Blindsack entsprechende Fläche positiv, die Drüsenmündungen oder innere, sezernierende Drüsenfläche negativ elektrisch. Werden an der Froschhaut die zu den Drüsen gehenden Nerven gereizt, sodaß die Drüsen in Tätigkeit geraten, so ändert sich der Drüsenstrom. Roeber sah eine negative Schwankung, der nach Hermann eine positive folgt. Auch die Haut des Menschen, wie überhaupt der Säugetiere ist infolge der in ihr enthaltenen Drüsen elektromotorisch wirksam.

Elektrische Fische. Ein besonderes Interesse verdienen endlich die elektrischen Organe gewisser Fische, die man deshalb auch „elektrische Fische" nennt: der Zitterrochen (des adriatischen und mittelländischen Meeres), Torpedo, der Zitteraal (im Süßwasser des südlichen Amerikas vorkommend), Gymnotus und der Zitterwels (in den Flüssen und Seen des östlichen Afrikas, u. a.

im Nil vertreten), Malapterurus. Die elektrischen Organe bestehen aus einer großen Zahl feiner prismatischer Plättchen, die in regelmäßiger Anordnung neben und über einander in bindegewebige Kästchen eingeschlossen sind. Die Bindegewebsepta grenzen die einzelnen Plättchen so ab, wie in der Volta'schen Säule je ein Zink- und Kupferplättchen von den darüber und darunter liegenden Plattenpaaren durch ein feuchtes Tuchläppchen geschieden sind. Beim Zitterrochen finden sich die elektrischen Organe platt zu beiden Seiten der Wirbelsäule parallel zur Körperfläche, beim Zitteraal und Zitterwels sind sie der Länge nach angeordnet, die Achse parallel zur Körperachse, und umgeben bei letzterem den Rumpf des Tieres so vollständig, daß nur Kopf und Schwanz frei herausragen. Jedes der Plättchen, der sog. elektrischen Platten, besteht aus einer sehr quellungsfähigen schleimartigen oder Gallertsubstanz (Torpedomucin nach Weyl). Zu je einem Organ tritt beim Zitterwels eine im obersten Teil des Rückenmarks aus einer kolossalen Nervenzelle entspringende Nervenfaser, beim Zitteraal sind es jederseits eine Reihe von Nerven, die zum elektrischen Organ treten, bei Torpedo jederseits ein Trigeminus und 3 Vagusäste; jede Platte wird von einem Nervenendast versorgt. Auf Reizung des oder der elektrischen Nerven, gleichviel ob dies durch den Willen des Tieres oder durch künstliche Erregung geschieht, wird stets die eine Seite der Plättchen positiv, die andere negativ. Die Ströme dieser vielen Plättchen summieren sich ähnlich wie bei einer elektrischen Batterie und geben deshalb außerordentlich starke Gesamtwirkungen, bei Torpedo bis 31 Volt, Malapterurus über 100 Volt für 10 cm Organstrecke (Gotch und Burch). Dieser unter dem Einfluß des Willens erfolgenden elektrischen Entladung bedienen sich die genannten Tiere als Waffe, mit deren Hilfe nach A. v. Humboldt's (1820) berühmter Schilderung die Zitteraale selbst Pferde betäuben sollen. Das elektrische Organ reagiert während der Ruhe schwach alkalisch, bei der Tätigkeit oder beim Absterben nimmt nach Marcuse die Alkalescenz ab. Auch zeigt nach Marey die elektrische Entladung, gleichwie die Zuckung des Muskels, ein „Stadium der latenten Reizung" (S. 350), sodaß zwischen Erregung und Entladung eine meßbare Zeit (etwa $^1/_{60}$ Sekunde) liegt; die Entladung selbst dauert etwa $^1/_4$ Sekunde. Die natürliche Entladung stellt nach Marey einen oszillatorischen Strom dar; auf künstliche Reizung folgt nach Schönlein eine einfache Entladung. Bei wiederholter Reizung tritt leicht Ermüdung ein. Nach Babuchin sind die elektrischen Organe, ihrer Entwicklung nach, den Muskeln homolog zu erachten; auch enthalten sie nach Weyl einen dem Myosin (S. 360, 368) verwandten Eiweißstoff.

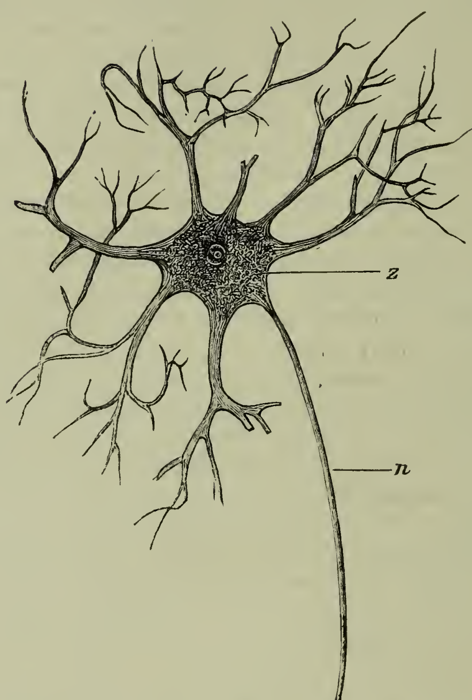
Die elektrischen Organe der Fische erweisen sich, wie unverletzte Muskeln (und Nerven), in der Ruhe unwirksam und werden erst bei der Tätigkeit elektrisch wirksam.

Allgemeine Physiologie der Nervenzellen und Neuronen.[1])

Jede Nervenfaser, die man zentralwärts, nach dem Rückenmark bezw. Gehirn verfolgt, geht in eine Nervenzelle oder

1) Der Neurón, die Neurónen (ὁ νευρών die Nerveneinheit von τὸ νεῦρον, wie ὁ ἀμπελών der Weinberg von ἡ ἄμπελος der Weinstock und Aehre).

Fig. 84.



Ganglienzelle aus dem Rückenmark des Menschen.

Ganglienzelle über: aus dieser entspringt die Faser.

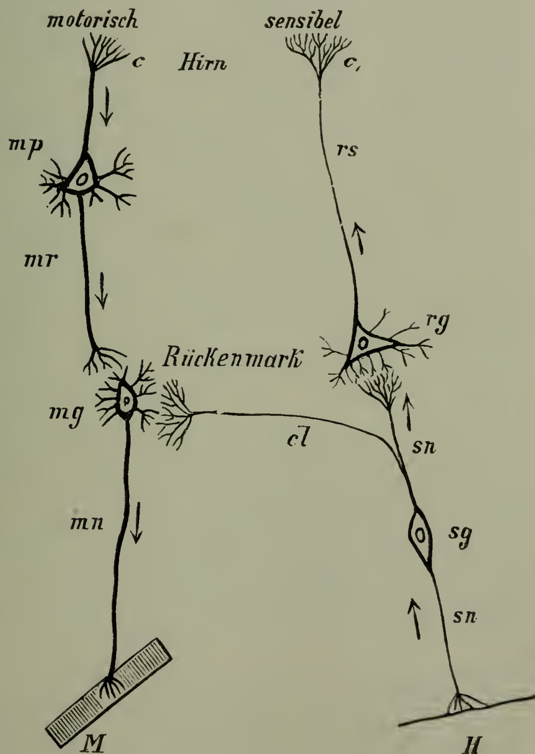
Die Nerven- oder Ganglienzellen (von $^1/_{100}$—$^1/_5$ mm Größe) sind kuglige, ovale, spindel- oder birnförmige Gebilde (Fig. 84), deren Protoplasma aus achromatischer, amorpher Grundsubstanz, von einem Fibrillennetz durchzogen, besteht und die meist der Zellmembran entbehren. Sie enthalten einen ovalen bis runden Kern und ein meist einfaches Kernkörperchen. Aus dem Zellleib, der vielfach (am reichlichsten in der alternden Zelle) Anhäufungen von Pigment und durch Einlagerung schon intra vitam (z. B. durch Neutralrot) stark färbbarer Körner (Flemming-Nissl'sche Körner) oft ein getigertes Aussehen zeigt, entspringt ein etwas steifer, gerade gerichteter langer, sich nicht verästelnder Fortsatz, der Nerven- (Achsenzylinder-) Fortsatz oder Neurit n, der unmittelbar in eine Nervenfaser übergeht, sich mit Mark umgibt und weiterhin auch ein Neurilemm enthält. Die übrigen Fortsätze, die (Protoplasmafortsätze) Dendriten, verästeln sich reichlich, treten mit eben solchen Verzweigungen benachbarter Ganglien in Kontakt und erhalten nie Nervenmark. Die Ganglienzellen und Nervenfasern der Zentralorgane sind in eine sehr zarte retikuläre Bindesubstanz eingebettet, den Nervenkitt oder Neuroglia.

In chemischer Hinsicht ist hervorzuheben, daß die Nervenzellen, nach Untersuchungen an der grauen Hirnsubstanz, die sie besonders reichlich enthält, nach Langendorff eine alkalische Reaktion zeigen, die beim Ersticken oder beim Absterben schnell in eine saure umschlägt. Sie sind ferner viel wasserreicher als die Nervenfasern (S. 422), enthalten bis 82 pCt. Wasser; von den 18 pCt. fester Stoffe sind 0·3 pCt. anorganische Salze (phosphorsaure Alkalien und Erden, Chlornatrium, Eisenoxyd). Ueber die Hälfte der festen Stoffe besteht aus Eiweiß und leimbildender Substanz, etwa $^1/_5$ aus Protagon, und Cholesterin. Die Nervenzellen sind also fast eben so reich an Eiweißstoffen, aber nur etwa $^1/_3$ so reich an Fettkörpern als die Nervenfasern.

Ungeachtet des gleichen Verhaltens der Nervenfasern gegen

Reize und inbezug auf die Reizleitung, ungeachtet der Uebereinstimmung in ihren elektrischen Erscheinungen zeigen sich Differenzen in der physiologischen Wirkung der Nerven, insofern nur ein Teil von ihnen zu Muskeln oder Drüsen geht und diese in Tätigkeit versetzt, andere Nerven dagegen, ohne äusserlich sichtbare Tätigkeitsäusserung, einen nur dem betreffenden Individuum (subjektiv) wahrnehmbaren Vorgang vermitteln, den man als „Empfindung“ bezeichnet, weshalb diese Nerven sensible oder Empfindungsnerven heißen. Diese Verschiedenheit der Wirkungen kann, da die Nervenfasern nur Leitungsbahnen der Erregung bilden, einzig und allein darauf beruhen, daß die beiden in ihrer physiologischen Leistung differenten Fasergruppen mit verschiedenen Endapparaten verknüpft sind. Während die einen Nerven ihre Endorgane, „Erfolgsorgane“, in den Muskeln oder Drüsen, also peripherisch haben, liegt bei den sensiblen Nerven das Erfolgsorgan in Ganglienzellen des Zentralnervensystems, und in diesem kommt die Wirkung der Erregung zustande, die nur dem betreffenden Individuum wahrnehmbar wird. Es muß also die durch einen Reiz gesetzte Erregung nach dem Zentrum hin fortgepflanzt werden, wenn sie eine Empfindung auslösen soll. Man nennt deshalb die sensiblen Nerven wohl auch zentripetale im Gegensatz zu den motorischen als zentrifugalen.

Fig. 85.



Neuronen, schematisch.

Zu den zentrifugalen Nerven gehören außer den motorischen (für die Skeletmuskeln, für die Gefäße als gefäßverengernde, für die glatten Muskeln des Darmkanals) die sekretorischen, die zu Drüsen gehen und deren Erregung die Drüsensekretion in Tätigkeit setzt, ferner die hemmenden Nerven (Herzvagus, gefäßerweiternden Nerven, Hemmungsfasern für den Darm; hierüber später). Zu den zentripetalen gehören die sensiblen Nerven, die Sinnesnerven, die den Blutdruck beinflussenden (pressori-

schen und depressorischen) Fasern der pheripherischen Nerven, der N. depressor und die Lungenvagusfasern.

Nach neueren Untersuchungen von Golgi, Ramón y Cajal u. a. ist das ganze Nervensystem aus gewissen Nerveneinheiten, Waldeyer's „Neuronen" aufgebaut. Der Neuron besteht 1. aus der Ganglienzelle, 2. den Protoplasmafortsätzen oder Dendriten mit ihren feinspitzigen Endverästelungen, „Endbäumchen", 3. dem Nervenfortsatz oder Neurit und seinen Kollateralen, die sämtlich mit Endbäumchen enden. Die Endbäumchen der Nervenfortsätze eines Neurons und der Dendriten eines anderen, ebenso wie die Dendriten der benachbarten Neuronen sollen weder konfluieren noch anastomosieren, bilden vielmehr einen Nervenfilz; in manchen Fällen scheinen kontinuierliche Uebergänge oder selbst reichliche Anastomosen zwischen den Neuronen mittels Fibrillen oder protoplasmatischer Konkreszenzen zu bestehen. Das gesamte Nervensystem ist aus einer Kette solcher kontaktartig verbundenen Neuronen zusammeugesetzt. So besteht ein solcher zentripetal leitender (sensibler) Neuron erster Ordnung (Fig. 85) aus dem Spinalganglion sg, dem in der Haut H endenden Nerven, dem Nervenfortsatz und dessen Kollaterale cl. An diesen Neuron erster Ordnung schließt sich ein zweiter, bestehend aus der Ganglienzelle rg, deren Endbäumchen mit den Endbäumchen des ersten Neurons kontaktartig verbunden sind (im Hinterhorn des Rückenmarks gelegen) und den im Hirn c, endigenden Endbäumchen des Nervenfortsatzes rs. Der zentrifugal leitende (motorische) Neuron besteht aus der Nervenzelle mg (im Vorderhorn des Rückenmarks) mit ihren Endbäumchen und dem Neurit mn, der zum Muskel M geht. Auch an diesen Neuron schließt sich ein zweiter an, derart, daß die vom Hirn c kommende Erregung durch mp und mr auf den ersten Neuron fortgeleitet wird. Jeder Neuron stellt, entwickelungsgeschichtlich betrachtet, eine Einheit vor, insofern aus einer embryonalen Nervenzelle (Neuroblast) der Neurit und die Dendritien herauswachsen, daher auch die Zelle des Neurons das nutritve Zentrum des Nervenfortsatzes bildet (vergl. S. 433). Somit erhält kein einziger Muskel seinen Impuls vom Gehirn auf direktem Wege, sondern, der Einrichtung der Zwischenstationen in der Telegraphie, der sog. Relais, vergleichbar, sind auch in den Leitungsdrähten des Körpers derartige Stationen vorhanden. Das Gleiche gilt für die Leitung der sensiblen Erregung zum Hirn.

Nach alledem ist die Nervenfaser gewissermaßen nur ein Ausläufer der Ganglienzelle; die Ernährung der Faser wird von der Zelle beherrscht, daher eine durchgeschnittene Nervenfaser an demjenigen Teil zugrunde geht, „degeneriert", der außer Verbindung mit der Zelle gesetzt ist, während der mit der Zelle noch zusammenhängende Stumpf erhalten bleibt. Demnach degeneriert nach Durchschneidung der großen Nervenstämme nur der peripherische Abschnitt, nicht der zentrale, und zwar haben (wir kommen noch darauf zurück) die motorischen Fasern ihre Nerven-

zellen im Rückenmark, die sensiblen im sog. Spinalganglion (S. 453).

Nach den neueren Untersuchungen von Apathy und Bethe findet zwischen den Neuronen, zwischen den Nervenfortsätzen eine direkte Verbindung durch die Fibrillen statt. Ueberhaupt stellen die Neurofibrillen das eigentliche leitende Element des Nervensystems dar. Sie ziehen auch durch die Ganglienzellen hindurch und bilden so durch das ganze peripherische und zentrale Nervensystem ein zusammenhängendes Kontinuum. Es gibt bei allen Tieren, Avertebraten und Vertebraten zentripetale und zentrifugale Fibrillen, und diese stehen durch Gitterbildungen in Zusammenhang. Das zentralisierte Nervensystem der Wirbeltiere bildet die eine Form des Nervensystems, daneben kommt eine zweite Form bei den Wirbellosen vor: „Nervennetze", wobei zwischen den Nervenzellen breite Anastomosen vorhanden sind, und lange Fasern ganz fehlen. Läßt sich danach die Neuronenlehre in ihrer ursprünglichen Form auch nicht mehr halten, so ist sie damit doch noch nicht als beseitigt anzusehen.

Die Nervenzellen sind reizbar durch eine ihnen zentri- oder zellulipetal durch die Dendriten zugeleitete Erregung, ferner durch in den Zellen selbst entstehende Stoffwechselprodukte, endlich durch lokale Reize des sie umspülenden Blutes (erhöhter CO_2-Gehalt resp. übernormale Temperatur des Blutes). Diese Erregungen können sie auf die zentrifugale Faser des Neurons, den Neurit, zellulifugal fortleiten. Dabei kann eine so zellulipetal zufließende Erregung, die an sich zu schwach ist, um durch die Zelle auf den Neurit übertragen zu werden, bei genügend häufiger Wiederholung in der Zeiteinheit sich addierend verstärken, „Summation der Reize", oder bei Fortleitung von einer Nervenzelle zur andern geschwächt, „gedämpft" werden (näheres hierüber beim Rückenmark [S. 460] und beim Gehirn). Häufen sich die in den Zellen durch Dissimilationsprozesse entstehenden Stoffwechselprodukte an, so sinkt die Erregbarkeit der Nervenzellen, „Ermüdung", und kann durch ein Uebermaß jener Produkte oder anderer zugeleiteter Gifte bis auf Null sinken, sodaß nun kein Reiz mehr die Zelle zu erregen vermag, „Lähmung der Nervenzelle".

Spezielle Physiologie der Nerven und der Nervenzentren.

Die nähere Feststellung der den einzelnen Nerven oder richtiger den Neuronen zukommenden Leistungen und ihrer Verknüpfung mit den Zentralorganen des Nervensystems, sowie die Kenntnis von den Verrichtungen der letzteren bildet den Inhalt der speziellen Physiologie des Nervensystems und der Lehre von den Sinnesempfindungen.

Die Methoden, deren sich die spezielle Nervenphysiologie bedient, sind verhältnismäßig einfach. Man durchschneidet den Nerven oder die Fasergruppe, deren Funktion ermittelt werden soll, und beobachtet, welches die Folgen dieser Durchschneidung sind, ob Bewegungslosigkeit, „Lähmung", oder Empfindungs(Gefühl)-

losigkeit, „Anästhesie“, und an welchem Teile des Körpers sie eintritt, „Ausfallserscheinungen“. Oder man reizt den peripherischen bezw. zentralen Stumpf des durchschnittenen Nerven; es wird dann die Tätigkeitsäußerung, die der Nerv normal vermittelt, bei Reizung deutlich in die Erscheinung treten. Ist der Nerv ein sensibler, so wird bei Reizung seines zentralen Stumpfes eine sehr erhöhte Empfindlichkeit in dem betreffenden Teile zu beobachten sein, unter Umständen sich die Schmerzempfindung durch entsprechende Bewegungen (Fluchtversuche, Abwehrbewegungen, Schreien) äußern, während Reizung des peripherischen Stumpfes keine Erscheinungen zur Folge hat. Umgekehrt wird bei einem motorischen Nerven Reizung seines zentralen Stumpfes erfolglos sein, während die des peripherischen Stumpfes eine lebhafte Kontraktion der von diesem Nerven versorgten Muskeln hervorruft. Endlich kann man auch aus den anatomischen Veränderungen, die ein durchschnittener Nerv allmählich eingeht, aus der Degeneration des Nerven (S. 433), den Schluß ziehen, welches die zugehörige Nervenzelle ist; es degeneriert nämlich stets der von seiner Nervenzelle abgetrennte Stumpf.

Rückenmarknerven.

Durchschneidet man einen Nerven, z. B. den N. ischiadicus, bei einem Tiere, so findet man Lähmung der von diesem Nerven versorgten Muskeln des Schenkels (das Tier schleppt den Schenkel nach) und vollständige Gefühllosigkeit im peripherischen Bereiche des Nerven. Die stärksten Reize, auf diese Pfote appliziert, rufen keine Schmerzäußerung hervor, ja man kann sogar den Fuß dieser Seite abschneiden, ohne daß das Tier eine Spur von Empfindung zeigt. Also enthält der N. ischiadicus zugleich motorische und sensible Nerven, d. h. er ist ein gemischter Nervenstamm. Als solcher erweist sich der Ischiadicus in seiner ganzen Länge bis zur Wirbelsäule. Das Gleiche ist bei fast allen anderen Nervenstämmen des Rumpfes und der Extremitäten der Fall. Verfolgt man nun die Nerven ins Rückenmark hinein, so sieht man einen jeden mit zwei Wurzeln entspringen, einer vorderen (ventralen) kleineren und einer hinteren (dorsalen) größeren, die nach dem Zwischenwirbelloch konvergieren und hier sich mit einander verbinden; kurz vorher findet sich noch an der hinteren Wurzel eine Anschwellung, das Spinalganglion. Nun variiert die Zahl der Wirbel bekanntlich außerordentlich in der Tierreihe und ebenso die Zahl der vom Rückenmark entspringenden Nervenpaare (beim Menschen finden sich 31, beim Pferde 42, beim Frosch nur 9 Nervenpaare), aber alle ausnahmslos entspringen vom Rückenmark mit zwei getrennten Wurzeln, einer vorderen und einer hinteren. Diese Gesetzmäßigkeit brachte Charles Bell (1811) auf den Gedanken, es möchten in diesen Wurzeln diejenigen Fasern, die der Bewegung vorstehen, von denjenigen getrennt sein,

welche die Empfindung vermitteln: aber erst Magendie (1822) stellte das außerordentlich wichtige (meisthin nach Bell benannte) Gesetz auf, daß die der Bewegung dienenden Nervenfasern durch die vorderen Wurzeln und die die Empfindung vermittelnden durch die hinteren Wurzeln vom Rückenmark abtreten. Man faßt auch wohl das Bell-Magendie'sche Gesetz kürzer dahin, daß man sagt: die vorderen Wurzeln der Rückenmarknerven sind motorisch, die hinteren sensibel.

Dies Gesetz, anfangs viel bestritten, weil die Versuche am Warmblüter infolge der so eingreifenden Operation, wie sie die Eröffnung des Wirbelkanals für diese Tiere ist, früher nicht unzweideutig ausfielen, wurde erst durch Johannes Müller (1831) schlagend bewiesen. Bei Poikilothermen, z. B. Fröschen, welche die Eröffnung der Wirbelsäule lange überleben können, legte Müller durch Aufbrechen der Wirbelbögen den Teil des Rückenmarks bloß, von dem die Nervenstämme der hinteren Extremitäten ihren Ursprung nehmen, und durchschnitt auf der einen, z. B. rechten Seite sämtliche vorderen, auf der linken sämtliche hinteren Wurzeln dieser Nerven; dann war das rechte Hinterbein vollkommen gelähmt und wurde unbeweglich nachgeschleppt, das linke blieb frei beweglich. Dagegen ist die linke Hinterextremität vollkommen unempfindlich; auf die Haut dieser Extremität kann man die stärksten mechanischen, chemischen, thermischen Reize applizieren, dieselbe quetschen, mit konzentrierten Säuren ätzen, brennen, ohne daß Fluchtversuche eintreten, die eine Schmerzempfindung verrieten, während dieselben Reize, auf das rechte Hinterbein gebracht, sogleich die energischsten, unzweideutig die Schmerzempfindung verratenden Bewegungen (Fluchtversuche oder Schreie) hervorrufen. Zu noch schärferen Resultaten führen Reizungsversuche der bloßgelegten und durchschnittenen Nervenwurzeln. Werden die vorderen Wurzeln quer zwischen Rückenmark und ihrer Vereinigung mit den hinteren Wurzeln durchschnitten, so tritt auf Reizung des peripherischen Stumpfes, (z. B. Quetschen, Anlegen eines Zinkkupferbogens) Zuckung der von der Nervenwurzel versorgten Muskeln ein, während auf Reizung des zentralen Stumpfes jeder Erfolg ausbleibt. Durchschneidet man in gleicher Weise die hinteren Wurzeln, so bleibt umgekehrt die Reizung des peripherischen Stumpfes ohne allen Erfolg, während auf Reizung des zentralen Stumpfes die deutlichsten Zeichen der Schmerzempfindung (Schreie oder Fluchtversuche) eintreten.

Dem Bell-Magendie'schen Gesetz entsprechend, treten diejenigen Nervenfasern, welche zu den Ringmuskeln der Arterien gehen, die vasomotorischen (vasokonstriktorischen, gefäßverengenden) Nerven ebenfalls durch die vorderen Wurzeln aus: auf Reizung der letzteren verengern sich, wie Pflüger (1855) gezeigt hat, die von diesen innervierten Blutgefäße. Auch die gefäßerweiternden Nerven treten nach Dastre und Morat, sowie nach Gaskell durch die vorderen Wurzeln aus; ebenso die die Schweißdrüsen zur Tätigkeit anregenden Fasern, die sekretorischen Nerven (S. 447) (Luchsinger). Umgekehrt treten die die Muskeln, Sehnen und Gelenke mit Empfindlichkeit versehenden Nervenfasern, die sog. sensiblen Muskelnerven, durch die hinteren Wurzeln ab.

Bemerkenswerterweise sind die hinteren Wurzeln durchschnittlich dicker als die vorderen Wurzeln, daher auch der Gesamtquerschnitt der hinteren Wurzeln den der vorderen Wurzeln meistens übertrifft. Da nun, abgesehen davon, die einzelnen Fasern der hinteren Wurzeln dünner und feiner als die vorderen Wurzeln sind, so ergibt sich daraus, daß eine viel größere Zahl von Nervenfasern durch die hinteren Wurzeln austritt, als durch die vorderen, oder mit anderen Worten: der Körper wird reichlicher mit sensiblen Fasern versorgt als mit motorischen.

Sensible Muskel- und Gelenknerven. Dass die Muskeln empfindlich sind, zeigt die bei der Ermüdung der Muskeln, noch mehr aber die bei krankhaften Zuständen derselben (Muskelrheumatismus, Wadenkrämpfe u. a.) auftretende große Schmerzhaftigkeit. Aber auch in der Norm vermitteln uns die Muskeln Empfindungen: wir werden uns der Größe der Muskelanstrengung beim Heben von Gewichten bewußt und der Dehnung, die ein an den schlaffen Gliedern ziehendes Gewicht bewirkt, und schliessen aus diesen Muskelgefühlen auf die Größe des Widerstandes, den unsere Glieder bei der Bewegung überwinden müssen. Das anatomische Substrat für diese Muskelgefühle ist in besonders gebauten Nervenendigungen (Rollett's Nervenschollen, Golgi's Sehnenendkolben) in den Muskeln, insbesondere in den sog. Muskelspindeln, im Perimysium (Pacini'sche Körperchen und Endkolben), in den Sehnen und in den Gelenken (corpuscula articularia) zu suchen. Durch das Gefühl von der Anstrengung und Spannung der Muskeln sind wir, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtsinnes, jeden Augenblick von der Lage unserer Glieder unterrichtet und vermögen so, ohne auf unseren Körper besonders zu achten, unser Gleichgewicht zu erhalten. Dieser Muskelgefühle bedürfen wir auch, um die Größe und den Umfang unserer Muskelbewegungen den zu überwindenden Widerständen anzupassen. Nach Durchschneidung der hinteren Rückenmarkwurzeln beim Frosch werden die Bewegungen, insbesondere die komplizierten, wie Springen, Schwimmen u. a. ungeordnet, ungeschickt: „ataktisch", und ebenso zeigt die pathologische Beobachtung bei der Tabes dorsalis (Rückenmarksdarre), die mit Entartung der hinteren Rückenmarkwurzeln einhergeht, daß solche Kranke ihre Glieder, an denen die Empfindlichkeit sehr herabgesetzt ist, in der Regel zu excessiv und schleudernd bewegen und ohne Zuhilfenahme des Gesichtsinnes beim Stehen ihr Gleichgewicht nicht erhalten können. Daß nicht die mangelnde Hautempfindlichkeit die wesentliche Ursache für die Ataxie ist, ergibt sich nach Cl. Bernard daraus, daß Frösche auch noch nach Abziehen der Haut z. B. der Hinterbeine, letztere, von denen sie doch keine Hautempfindlichkeit mehr erhalten, geordnet bewegen und komplizierte Bewegungen viel geschickter ausführen, als solche, denen die zu den Hinterbeinen gehenden hinteren Nervenwurzeln durchschnitten sind.

Magendie (1838) hat eine wichtige Beobachtung gemacht, die eine Ausnahme von dem obigen Gesetz zu bilden scheint. Bei Säugetieren geben sich auch auf Reizung der vorderen Rückenmarkwurzeln neben den Muskelzuckungen zuweilen Schmerzäußerungen kund. Indes sind diese sensiblen Nerven nur solche, deren Fasern mit den hinteren Wurzeln austreten, im gemeinsamen Nervenstamme umbiegen, in den vorderen Wurzeln weiter aufwärts laufen und die Häute des Rückenmarks mit Empfindungsfasern versehen. Es erweist sich

nämlich nach querer Durchtrennung der vorderen Wurzeln zwischen Rückenmark und gemeinsamem Nervenstamme nur das peripherische Ende empfindlich, nicht das zentrale; andererseits erlischt die Sensibilität der intakten vorderen Wurzeln, sobald man die hinteren Wurzeln durchschneidet. Man nennt deshalb diese Erscheinung: die rückläufige Empfindlichkeit (sensibilité récurrente). Neuere Arbeiten machen es aber wahrscheinlich, daß wirklich einige Ausnahmen von dem Bell-Magendie'schen Gesetz vorkommen. So enthalten (nach Stricker, Morat) die hinteren Wurzeln des IV. und V. Lumbalnerven beim Hund gefässerweiternde Nerven, von denen Bayliss mit Hilfe der Degenerationsmethode festgestellt hat, daß sie ihr trophisches Zentrum nicht in den Spinalganglien, sondern in den Vorderhornzellen des Rückenmarkes haben. Daß auch beim Frosch motorische Fasern für die Baucheingeweide in den hinteren Wurzeln verlaufen (Steinach), ist von anderer Seite bestritten worden.

Die Bedeutung des Ganglions der hinteren Spinalwurzeln (Spinalganglien) hat Waller sen. (1850) aufgedeckt. In den Spinalganglien sind in den Verlauf der meisten Wurzelfasern Nervenzellen eingeschaltet, und zwar entspringt bei den Säugern zumeist aus jeder Zelle ein einfacher Nervenfortsatz, der sich T-förmig teilt (Ranvier's tubes en T); der eine Teilfortsatz geht zur Peripherie und vereinigt sich mit der vorderen Wurzel zum gemischten Nervenstamm, der andere Fortsatz geht zum Rückenmark. Nun unterliegen von ihren Nervenzellen abgetrennte Nervenfasern alsbald der fettigen Degeneration (S. 433). Waller hat gezeigt, daß die sensiblen Nerven nicht im peripherischen, sondern im zentralen Abschnitt degenerieren, wenn man die hinteren Spinalwurzeln zwischen Rückenmark und Ganglion durchschneidet. Demnach spielt das Ganglion für die Erhaltung der sensiblen Fasern die gleiche Rolle, wie das Rückenmark für die vorderen oder motorischen Wurzelfasern, d. h. das Ganglion enthält die Nervenzellen und bildet so das Ernährungzentrum für die hinteren oder sensiblen Spinalwurzeln (S. 449).

Die Waller'sche Degeneration hat man mit Erfolg dazu benutzt, um den Verlauf der Leitungsbahnen im zentralen Nervensystem zu studieren, und ferner hat man damit feststellen können, welche Wurzeln einen peripherischen Nerven zusammensetzen. Es hat sich aber dabei ergeben, dass nach Ausreißen von beliebigen cerebralen oder spinalen motorischen Nerven auch der mit der Nervenzelle noch zusammenhängende Fortsatz und auch diese selbst eine Veränderung erfahren (retrograde Degeneration). Auch zentrale Bahnen können retrograd degenerieren, nur nicht alle, z. B. nicht die Pyramidenbahnen (van Gehuchten).

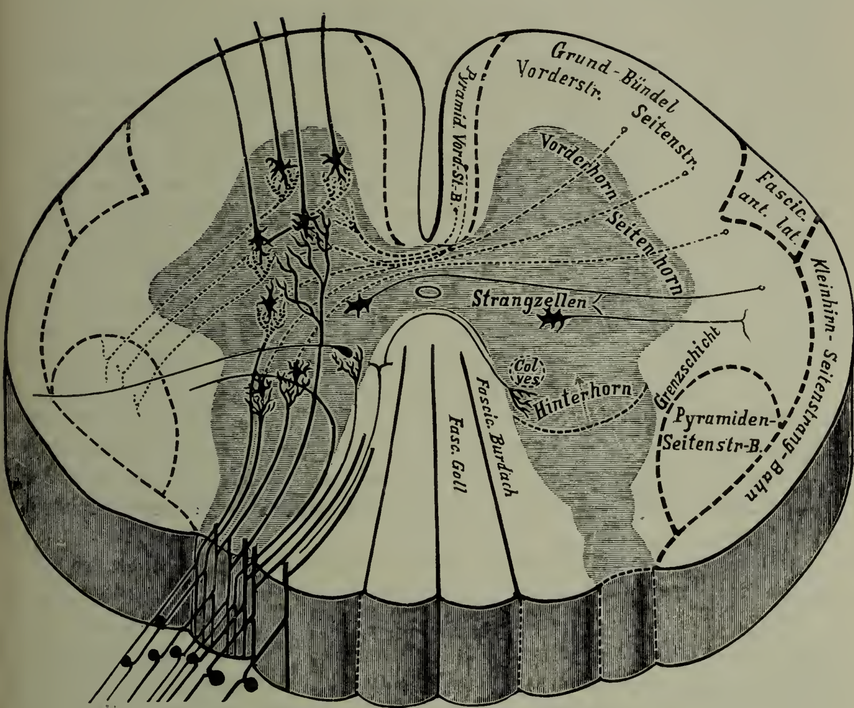
Die Lehre von dem peripherischen Verlauf und der Verbreitung der einzelnen Rückenmarknerven ist Gegenstand der speziellen Nervenanatomie. In Hinsicht des Verbreitungsmodus sind folgende Gesichtspunkte bemerkenswert: Von den Spinalnerven werden sämtliche quergestreiften (willkürlich beweglichen) Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten mit motorischen Fasern, die gesamte Haut, die Gelenke, Fascien und Muskeln dieser Teile mit

sensiblen Fasern versorgt. Es beschränkt sich die Verbreitung der einzelnen Nerven nur auf Teile der mit den resp. Nerven gleichseitigen Körperhälfte; die Mittellinie des Rückens und der Vorderfläche des Rumpfes bilden ziemlich scharfe Grenzen für die Verbreitung der link- und rechtseitigen Spinalnerven. Stets treten die einen höher gelegenen Teil versorgenden Nerven auch von höheren Rückenmarksegmenten ab als solche, die zu einem tieferen Teile des Körpers gehen. Dabei wird aber ein Muskel in der Regel nicht von einer vorderen Wurzel, sondern von mindestens 2, nicht selten 3 oder noch mehreren benachbarten Muskeln aus innerviert. Für funktionell zusammengehörige Muskelgruppen (Arm- resp. Beinmuskeln) entspringen die zugehörigen Nerven meist aus einer circumskripten Partie des Rückenmarkes (Hals- resp. Lendenanschwellung). Aehnlich verhält es sich auch mit den sensiblen Rückenmarknerven, welche die Empfindlichkeit der Haut des ganzen Körpers, ausschließlich des Gesichtes und Vorderkopfes, vermitteln. Außerdem werden einzelne Eingeweide (Harnblase, Uterus, Samenleiter), die Blutgefäße und die Schweißdrüsen vom Rückenmark aus innerviert.

Rückenmark.

Vom Gehirn aus wird die Anregung zur Bewegung gegeben durch etwas, das uns unbekannt ist, und das wir „Willen“ nennen, und ebenso kommt im Gehirn die durch die sensiblen Wurzelfasern zugeleitete Erregung uns als Empfindung zum Bewußtsein. Es müssen also zwischen dem Gehirn und den vom Rückenmark abtretenden Nervenwurzeln Leitungsbahnen vorhanden sein, und diese enthält das Rückenmark. Durchschneidet man das Rückenmark in beliebiger Höhe, so werden stets diejenigen Körperteile, welche von Nervenfasern versorgt werden, die unterhalb des Schnittes gelegen sind, bewegungs- und empfindungslos; der Wille vermag auf sie nicht einzuwirken. ebensowenig wird sensible Reizung dieser Teile empfunden. Wird beim Frosch das Rückenmark in der Höhe des 6. Wirbels quer durchschnitten, so vermag das Tier seine Hinterbeine willkürlich nicht zu bewegen, ebensowenig erhält es von diesen Teilen eine Empfindung. Wird der Schnitt beim Frosch in der Höhe des 2. Wirbels angelegt, so sind auch die Vorderextremitäten gelähmt und empfindungslos. Indes ist das Rückenmark nicht nur Leiter zwischen Gehirn und peripherischen Nerven, vielmehr fungiert es auch als Zentralorgan. Als „Zentralorgan“ bezeichnet man diejenigen Nervenapparate, in denen verschiedene Neuronen in funktionelle Beziehung treten, und von denen selbständige Einwirkungen auf die Nerven ausgehen, die ja nur Leitungsbahnen der Erregung vorstellen. Bei Säugetieren, Vögeln, Amphibien, Reptilien und Fischen läßt sich das Zentralorgan immer auf das Rückenmark mit einem mehr oder weniger entwickelten Gehirn zurückführen.

Fig. 86.



Schema eines Rückenmarksquerschnittes in der Höhe der unteren Halswirbel (nach Edinger). Bahnen erster Ordnung ausgezogen, Bahnen zweiter Ordnung punktiert.

Bau des Rückenmarks. Auf Querschnitten des Rückenmarks (Fig. 86) erkennt man eine peripherische weiße und eine zentrale graue Substanz, welch letztere ungefähr die Gestalt eines H hat, dessen Grundstriche geschwungen sind. Man unterscheidet an dieser zwei Paar Hörner, die Vorderhörner[1]) und die Hinterhörner, und einen mittleren Teil, welcher den in der Achse des Rückenmarks liegenden Zentralkanal umgibt. Die graue Substanz zeigt in den Vorderhörnern zahlreiche ausnehmend große und mit vielen Dendriten versehene Ganglienzellen (wie Fig. 84, S. 446), die der hinteren Hörner sind kleiner und haben weniger Dendriten. Im Hinterhorn, an der Grenze gegen das Vorderhorn, machen sich noch bemerkbar die an Nervenzellen reichen Clarke'schen Säulen (Fig. 86, Col. ves.); die Spitze der Hinterhörner ist arm an Ganglienzellen und medianwärts von einer gallertartigen Bindesubstanz (substantia gelatinosa Rolandi) erfüllt, die sich auch um den Zentralkanal findet (substantia gelatinosa centralis). Außer den Ganglien finden sich in den Hörnern Nervenfasern und zwar meist solche ohne Schwann'sche Scheide und ohne Myelin, denen die Substanz ihr graues Aussehen verdankt; die quere

1) Im unteren Hals- und oberen Brustmark wird der laterale Teil des Vorderhorns mehr selbständig und hebt sich als „Seitenhorn" (Fig. 86) ab.

Verbindung der beiderseitigen Vorderstränge wird durch die vordere weiße Kommissur, die der beiden Hinterhörner durch die hintere graue Kommissur hergestellt. Die weiße Substanz wird durch die beiden Spalten, die breitere vordere Längsfurche und die schmale hintere Fissur, in zwei nur am Grunde der Fissuren zusammenhängende symmetrische Seitenhälften getrennt; in jeder dieser aus longitudinal d. h. in der Längsachse des Rückenmarks verlaufenden markhaltigen, aber der Schwann'schen Scheide entbehrenden Nervenfasern (im Querschnitt die sog. Sonnenbildchen ⊙ gebend) gebildeten Seitenhälften unterscheidet man drei Stränge: die Vorderstränge zu beiden Seiten der vorderen Längsfurche bis zur Abgangstelle der vorderen Wurzeln reichend, die Seitenstränge zwischen beiden Wurzeln eingeschlossen und die Hinterstränge von den hinteren Wurzeln bis zur hinteren Fissur sich ausdehnend[1]). Die Bündel der Spinalnervenwurzeln durchsetzen die weiße Substanz in querer (auf dem Querschnitt horizontaler) und schräg aufsteigender Richtung.

Die bindegewebige Stützsubstanz besteht aus einem Fachwerke retikulären Bindegewebes, dessen Maschen Nervenfasern, Ganglienzellen und Blutgefäße einschließen; formloses Bindegewebe mit gallertiger Interzellularsubstanz findet sich einmal als Ringschicht unter dem Flimmerepithel des Zentralkanals, „Ependym", dann in der Peripherie der Hinterhörner, der Substantia gelatinosa.

Ueber das Verhalten der Wurzelfasern zur Rückenmarksubstanz ist Folgendes festgestellt: Sämtliche Fasern der vorderen Wurzeln entspringen als Neurite von Ganglienzellen der Vorderhörner, und zwar die meisten von Vorderhornzellen derselben Seite, einzelne von Zellen des gegenseitigen Vorderhorns. Diese Ganglienzellen selbst bilden mittelst der Endbäumchen ihrer Dendriten ein reiches Netz, vermöge dessen diese Ganglien mit den benachbarten, mit den darunter und darüber liegenden Ganglien in Verbindung gesetzt sind. Komplizierter ist die Endigung der hinteren Wurzelfasern. Nach ihrem Eintritt ins Rückenmark spalten sie sich zunächst ⊣förmig in einen auf- und einen absteigenden Ast, die in den Hintersträngen longitudinal verlaufen, der erstere länger und manchmal bis zum Gehirn heraufgehend. Während dieses Verlaufes geben sie hier und da rechtwinklig Collateralen ab; diese gehen transversal durch die weiße Substanz hindurch und splittern sich mit ihren Endbäumchen um Ganglienzellen der Hinterhörner oder der Clarke'schen Säulen oder der Vorderhörner auf.

In der grauen Substanz gibt es multipolare Zellen, welche nicht in direkter Beziehung zu Wurzelfasern stehen, die „Strangzellen", die einen Neurit in den gleichseitigen oder gegenseitigen Seitenstrang entsenden (Fig. 86).

Reflexbewegungen. Nach Abtrennung des Rückenmarks vom Hirn können die Muskeln, welche von Nervenfasern, die unterhalb des Schnittes liegen, versorgt werden, nicht willkürlich bewegt werden, und ebensowenig kann von Teilen, die unterhalb des Schnittes gelegen sind, eine Empfindung zu Stande kommen. Prüft man nun bei einem Frosch, dem man z. B. das Rückenmark in der Höhe des 2. Wirbels quer durchtrennt hat, die Sensibilität der

1) Ueber die einzelnen Abteilungen der Vorder-, Seiten- und Hinterstränge s. S. 472.

Hinterextremitäten, indem man diese berührt oder kneift, so sieht man, scheinbar dem entgegen, Bewegungen an den Hinterbeinen, nicht selten zugleich an den Vorderbeinen auftreten. Aber diese Bewegungen sind nicht etwa als Reaktionsbewegungen auf die Empfindung aufzufassen, denn eine solche kann ja nicht zustande kommen. Die durch die hinteren Wurzelfasern ins Rückenmark eintretende und in ihm aufwärts laufende Erregung findet an der Grenze des Schnittes einen Halt und kann sich nicht bis zum Gehirn fortpflanzen, von wo aus die bewußten Impulse ausgehen. Vielmehr ist der Vorgang hierbei, wie insbesondere Johannes Müller (1833) ermittelt hat, der, daß die Erregung in den gereizten sensiblen Fasern aufwärts läuft, durch hintere Wurzelfasern ins Rückenmark eintritt und hier die Uebertragung auf motorische Fasern erfolgt, sodaß die Erregung nunmehr durch vordere Wurzelfasern zum Muskel hinunterläuft. Eine solche, ohne Zutun des Willens zustande kommende Uebertragung der Erregung von sensiblen auf motorische Fasern unter Vermittlung von Nervenzellen (Rückenmark, Medulla oblong. oder Großhirnganglien), also von sensiblen auf motorische Neuronen, heißt Reflexbewegung. Zerstörung des Rückenmarkes hebt die Reflexe auf. Reizung irgend welcher sensiblen Nerven führt keine Reflexbewegungen mehr herbei, sobald man den Rückenmarksabschnitt, in den jene durch die hinteren Wurzeln eintreten, zerstört oder die entsprechenden hinteren Wurzeln durchschneidet. Es tritt kein Reflex auf, wenn der peripherische Stumpf der durchschnittenen hinteren Wurzeln gereizt wird, wohl aber auf Reizung des zentralen Stumpfes. Man kann sogar das Rückenmark von oben nach unten mehr und mehr verkürzen und erhält immer noch Reflexe: dazu genügt ein Rückenmarksegment, in das eine einzige sensible Wurzel eintritt und eine motorische austritt, nur muß der Schnitt so geführt sein, daß dabei nicht die Wurzelfasern auf ihrem Querwege durch das Rückenmark durchschnitten sind. Man kann endlich das Rückenmark von der hinteren Längsfissur aus in zwei Hälften spalten und erhält dann auf Reizung linker Körperteile noch linkseitige, auf Reizung rechter Körperteile noch rechtseitige Reflexe. Zum Zustandekommen eines Reflexes bedarf es nur eines unversehrten „Reflexbogens", nämlich eines sensiblen Neurons (vergl. Fig. 85, S. 447), aus Nervenfaser s n und Spinalganglion s g bestehend, deren Kollaterale c l mittels ihres Endbäumchens kontaktartig in Verbindung steht mit dem motorischen Neuron: Ganglienzelle m g nebst Nervenfortsatz m n, der zum Muskel M geht. Von den peripherischen Endigungen der sensiblen Nerven (Hautsinnesapparate) lassen sich die Reflexe viel leichter auslösen als durch direkte Reizung der Nervenstämme.

Zur Uebertragung der sensiblen Erregung im Rückenmark auf motorische Fasern bedarf es nach Helmholtz (1854) einer meßbaren Zeit, „Reflexzeit", die im Mittel $^1/_{15}$ Sek. beträgt. Die Geschwindigkeit der Reizleitung durch Zellen (vom sensiblen auf den

motorischen Neuron) ist eben viel geringer, als die durch Nervenfasern.

Fixiert man einen Frosch, dem man das Rückenmark vom Hirn getrennt hat, „Reflexpräparat", in geeigneter Weise und spannt den Gastroknemius in das Myographion ein, sodaß der Muskel seine auf Reizung eintretende Verkürzung auf einer vorbeibewegten berußten Platte (Fig. 82, S. 428) selbst aufzeichnet, und reizt man dann den freigelegten, sonst aber unversehrten N. ischiadicus durch einen Oeffnungsinduktionschlag, so erhält man zunächst eine Zuckung, die der direkten Erregung der motorischen Fasern ihre Entstehung verdankt. Außerdem läuft die Erregung in sensiblen Fasern aufwärts zum Rückenmark, wird auf motorische Fasern übertragen, und so kommt es zu einer zweiten, zu einer Reflexzuckung, die der ersten nachfolgt. Das Zeitintervall zwischen beiden Zuckungen beträgt ca. $^1/_{12}$ Sekunde. In dieser Zeit würde die Erregung, falls dieselbe nur in der Bahn von Nervenfasern sich fortgepflanzt hätte (S. 428), $27 \times {}^1/_{12} = 2{,}25$ m zurückgelegt haben. Nun beträgt aber die Entfernung von der Reizstelle des Ischiadicus bis zum Rückenmark und von dort wieder zur Reizstelle zurück, höchstens $^1/_{10}$ dieser Länge; es ist also $^9/_{10}$ der Zeit für die Uebertragung der sensiblen Erregung im Rückenmark auf den motorischen Neuron verbraucht worden.

Geordnete Reflexbewegungen. Für die Reflexbewegungen ist charakteristisch, daß selbst der leiseste sensible Reiz niemals nur eine einzige motorische Faser, sondern eine größere Anzahl derselben reflektorisch erregt, und zwar sind dies in der Regel funktionell zusammengehörige Fasergruppen. Meist geraten so funktionell koordinierte Muskeln nach einander in Tätigkeit. Unter Koordination der Bewegungen versteht man die geordnete Verbindung mehrerer Einzelbewegungen, deren jede auch für sich zustande kommen kann, zu einer Gesamtleistung, die in Hinsicht des dadurch erreichten Erfolges den Eindruck der Zweckmässigkeit macht, so z. B. die Vereinigung verschiedener einzelner Bewegungen zu einer Hüpf- oder Sprungbewegung oder zu einer Abwehrbewegung u. a. m. Die Bewegungen sind je nach der Intensität der Reizes und dem Orte der Applikation sehr verschieden (S. 459). Da die hier zu betrachtenden Reflexe fast sämtlich den Anschein der Zweckmäßigkeit haben, nennt man sie auch geordnete oder zweckmäßige Reflexbewegungen.

Auch beim Warmblüter kann man vom Lendenmark aus geordnete Reflexe erhalten, wenn man die oberste Rückenmarkhälfte durch Schnitt abtrennt oder zerstört, und zwar: Kratzen berührter Hautstellen, Harnlassen bei gefüllter Blase besonders auf Kitzeln am After, sowie alle durch die dort liegenden Zentren für die Ejakulation und den Geburtsakt (s. u.) vermittelten Reflexe.

Reflexkrampf. Das Zustandekommen der Reflexe wird begünstigt durch Einwirkung gewisser Stoffe, „Krampfgifte", besonders des Strychnin (des Alkaloids der Brechnuß) und des Pikrotoxin (des Alkaloids der Kockelskörner). Werden diese Stoffe mit dem Blute dem Rückenmark zugeführt, so steigern sie die Erregbarkeit der Hinterhornzellen (Verworn) und erhöhen da-

durch die Neigung zu Reflexen, die „Reflexerregbarkeit“, in solchem Grade, daß die schwächsten Reize die intensivsten Bewegungen auslösen; die Reflexerregung verbreitet sich auf eine weit größere Anzahl von Muskeln, ja sehr häufig geraten alle vom Rückenmark versorgten Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten gleichzeitig in Bewegung, und zwar nicht nur in eine schnell vorübergehende, sondern in Dauerkontraktion, in Tetanus. Man nennt deshalb diese Form der Reflexbewegungen: Reflexkrampf, Reflextetanus oder auch ungeordnete, unzweckmäßige Reflexbewegungen. Schon die leiseste Berührung, Klopfen auf den Tisch, ein gelinder Luftzug etc. genügt, um bei einem mit Strychnin vergifteten Tiere einen Reflexkrampf der gesamten Körpermuskeln hervorzurufen.

Nach oft scheinbar unbedeutenden Verletzungen insbesondere der Hand und des Fußes kann, hervorgerufen durch (mit Fremdkörpern eingedrungene) Kleinlebewesen (Tetanusbakterien), die ein Gift (Toxin) produzieren, bei Menschen und Tieren ein dem Strychninkrampf analoger Zustand auftreten, bei dem eine jede Berührung allgemeinen Muskeltetanus auslöst (Tetanus traumaticus). Zunächst geraten die Kaumuskeln in eine schmerzhafte Spannung, die sich zu einem Krampf verstärkt, sodaß es vollständig unmöglich wird, den Mund zu öffnen; diesen Tetanus der Kaumuskeln nennt man „Trismus“. Darauf werden folgeweise die Muskeln des Nackens, der oberen Extremitäten, der Brust, des Bauchs und der unteren Extremitäten tetanisch kontrahiert.

Die Ausbreitung der Reflexbewegungen anlangend, haben sich insbesondere aus Versuchen an Fröschen folgende Gesetzmäßigkeiten ergeben, „Pflügers Reflexgesetze“ (1853): Wenn auf schwache sensible Reizung der Reflex nur auf einer Körperhälfte erfolgt, so ist es ausnahmslos diejenige, der auch der gereizte sensible Nerv angehört, „Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe“. Breitet sich bei stärkerer sensibler Reizung die Erregung im Rückenmark auch auf die andere Körperhälfte aus, so werden auf dieser Seite nur solche Muskeln in Tätigkeit gesetzt, die auf der direkt gereizten Seite schon tätig gewesen sind, „Gesetz der Reflexsymmetrie“. Sind die doppelseitigen Reflexbewegungen von ungleicher Stärke, so finden die stärkeren Bewegungen allemal auf der direkt gereizten Seite statt, „Gesetz des ungleich intensiven Auftretens bei doppelseitigen Reflexen“. Wird irgend eine sensible Faser der Haut gereizt, so werden zunächst die Muskeln in Tätigkeit versetzt, deren Nerven im Rückenmark in gleicher Höhe mit der gereizten sensiblen Faser entspringen. Strahlt von hier aus der Reflex weiter, so nimmt er zunächst seinen Weg aufwärts, es geraten folgweise die Muskeln in Tätigkeit, deren Nerven näher dem verlängerten Mark entspringen. Erst wenn die Erregung in diesem angekommen ist, kann die Ausbreitung von der primär erregten Stelle des Rückenmarks abwärts erfolgen, „Reflexirradiation“. Doch trifft diese Regel nach neueren Versuchen von Sherrington und Laslett für Hund und Katze nicht zu. Hier ist im allgemeinen jeder Rückenmarksabschnitt mit allen unterhalb gelegenen Abschnitten durch zahlreiche Bahnen verbunden. Die Verbreitung

der Reflexerregung im Rückenmark auf die andere Seite sowie nach oben und nach unten wird durch die Endbäumchen der Neuronen vermittelt; in diesem Sinne spricht man von „kurzen und langen Reflexbögen".

Bei der Fortleitung der Erregung von einer Neuronzelle zur andern erfolgt wegen des hier zu überwindenden Widerstandes eine Schwächung, „Dämpfung" der Erregungstärke (S. 449). Je stärker der Reiz ist, desto mehr Neuronen kann er der Reihe nach angreifen. Schwache Reize haben nur eine schwache Reflexbewegung weniger Muskeln des gereizten Teiles zur Folge. Ganz schwache Reize, die einzeln unwirksam sind, können bei genügend schneller Aufeinanderfolge (etwa 3 Reize in der Sekunde) nach Rosenthal durch „Summation" Reflexe auslösen; die kräftigste Wirkung wird durch 16 Einzelreize in der Sekunde erzielt. Ein an sich unwirksamer Reiz bewirkt in der Ganglienzelle eine gewisse Veränderung, die selbst eine schwache Erregung ist, zu der sich die gleichartigen Veränderungen durch die nächstfolgenden Reize summieren, bis schließlich eine wirksame Auslösung erfolgt, „zentrale Summationswirkung". So löst bei der Strychninvergiftung schon die schwächste sensible Erregung allgemeine Reflexkrämpfe aus.

Die geordneten Reflexbewegungen enthaupteter Tiere sind je nach der Applikationstelle, der Intensität, Art und Dauer der Reizung verschieden. Enthirnte Frösche sitzen meist mit an den Leib angezogenen Schenkeln. Streckt man den Schenkel aus, so erfolgt eine Beugung in allen Gelenken, infolge deren der Schenkel wieder an den Leib angezogen wird. Kneift man den Fuß des hockenden Frosches mit einer Pincette, so erfolgt eine Streckung in den Gelenken zunächst dieses Schenkels, dann auch des Schenkels der anderen Seite, der Frosch sucht gleichsam das quälende Instrument fortzustoßen. Betupft man die Haut des Schenkels mit chemischen Reizen (sehr verdünnte Essigsäure), so erfolgt eine Beugung in allen Gelenken; der Frosch macht Wischbewegungen, sucht mit dem Rücken des Fußes dieser Seite die Säure abzuwischen, nicht selten nimmt er auch den Fuß der anderen Seite zur Hilfe.

Gleichwie zentrifugale Erregungen zum Muskel herunterlaufen, ebenso können durch sensible Reizung auch Drüsenneuronen reflektorisch in Tätigkeit geraten: Reflexsekretion; so kommt reflektorische Speichel-, Magensaft-, Pankreassaft, Schweiß-, Milch- und Tränensekretion zustande; im einzelnen werden diese Vorgänge später erörtert werden.

Die Reflextätigkeit des Rückenmarks tritt nur am enthirnten Tiere im vollsten Umfange in die Erscheinung, weil, wie wir später noch erfahren werden, vom Gehirn ein hemmender Einfluß auf die Reflexbewegungen ausgeht. Deshalb ist jedesmal, sobald nur die Hirntätigkeit durch betäubende (narkotische) Stoffe (Opium, Chloroform, Aether, Alkohol) vorübergehend außer Funktion gesetzt ist, die Reflexerregbarkeit gesteigert. Ebenso ist nach Trennung oder vollständiger Kompression des Rückenmarks in beliebiger Höhe die Reflextätigkeit für den dahinter gelegenen Abschnitt beträchtlich gesteigert. Endlich ist die Reflexerregbarkeit auch von der Blutzufuhr abhängig, insofern

nach Absperrung des arteriellen Blutstroms die Neuronzellen beim Warmblüter fast momentan, beim Kaltblüter nach einiger Zeit die Fähigkeit der Reizleitung einbüßen.

Man hat wohl auch die Reflexbewegungen in: physiologische, pathologische und toxische eingeteilt. Zu den physiologischen zählt man die geordneten (S. 458), insbesondere diejenigen, durch welche eine Reihe der lebenswichtigsten Vorgänge des Tierkörpers maschinenmäßig (ohne unser Zutun) ablaufen, wie solche vom Lenden- und unteren Brustmark (S. 462), vom verlängerten Mark (S. 467) und von den Vierhügeln des Gehirns (S. 487) ausgelöst werden. Zu den toxischen Reflexen rechnet man die oben als Reflexkrampf (S. 458) geschilderten Erscheinungen. Gewissermaßen auf der Grenze zwischen physiologischen und pathologischen Reflexen steht der Vorgang des Erbrechens (S. 156, 468); als pathologische Reflexe hat man das Erbrechen auf den Reiz von Gallen- und Nierensteinen, die Pupillenerweiterung auf Wurmreiz und das Einwärtsschielen (Strabismus convergens) bei erschwertem Zahnen kleiner Kinder angesprochen.

Zentren im Rückenmark. Daß auf den schwächsten Hautreiz nicht eine einfache Reflexzuckung, sondern eine geordnete Reflexbewegung, und zwar das eine Mal eine Beuge-, das andere Mal eine Streckbewegung, bald eine Adduktion, bald eine Abduktion reflektorisch zustande kommt, hängt damit zusammen, daß im Rückenmark an verschiedenen Stellen Zentren gelegen sind, d. h. Gruppen von Neuronen, die behufs Erzielung einer bestimmten geordneten Bewegung inniger miteinander verknüpft sind, daher, sobald auch nur eine einzige Ganglienzelle der Gruppe erregt wird, die Erregung auf alle übrigen fortschreitet. Legt man am Rückenmark eines Frosches von Wirbel zu Wirbel je einen Querschnitt an, so sieht man bei dieser mechanischen Reizung des Marks in der Höhe des 2. Wirbels nur Adduktion der Vorderextremitäten, in der Gegend des 3. Wirbels Abduktion der Vorderextremitäten, in der Gegend des 5. Wirbels nur Beugung und in der Höhe des 6.—7. Wirbels Streckung der Hinterextremitäten auftreten. Es liegt also zu oberst ein Zentrum für die Adduktion, darunter eins für die Abduktion der Arme; weiter folgt ein Zentrum für die Beugung und noch tiefer eins für die Streckung der Beine.

Die Adduktionszentren der Arme besitzen bei einer Reihe von Tieren z. B. den Fröschen eine besondere Bedeutung für den Vorgang der Begattung. Bei dieser setzt sich das Männchen auf den Rücken des Weibchens und umfaßt es mit seinen Vorderextremitäten mittels einer Adduktionsbewegung; diese ist rein reflektorisch, denn man kann dem Männchen den Kopf abschneiden, ohne daß die Umarmung aufhört; erst wenn das Rückenmark bis zum zweiten Wirbel zerstört ist, läßt der Frosch das Weibchen los. Die mechanische Reizung der Brusthaut des Männchens an der Rückenhaut des Weibchens bildet den sensiblen Reiz, der reflektorisch die Adduktionszentren der Arme erregt. Denn man kann nach Goltz auch an einem Froschpräparat, das nur aus dem Schultergürtel und den vorderen Extremitäten mit dem oberen Teil des Rückenmarks besteht, durch Reizung der Brusthaut

kräftige Adduktionsbewegung hervorrufen; es bilden also die Nerven der Brusthaut die sensible Bahn für die in der Höhe des 2. Wirbels gelegenen Adduktionszentren, „Begattungszentren"

Es finden sich ferner im Rückenmark eine Reihe von Zentren für geordnete Reflexe, welche gewisse wichtige Funktionen des Tierkörpers beherrschen, so das Zentrum für den Blasenschluß (Centrum vesico-spinale), das Zentrum für den Mastdarmschluß (Centrum ano-spinale), das Zentrum für die Ejakulation und das für den Geburtsakt (Centrum genito-spinale).

Aus dem Umstande, daß auch noch in der Leiche nicht selten die Harnblase mäßig gefüllt ist, geht hervor, daß bis zu einem gewissen Grade der Blasenschluß ohne jede Muskeltätigkeit erfolgt, und zwar geschieht dies durch die Elastizität des M. sphincter vesicae, die einer mäßigen Dehnung der Blase durch deren Inhalt das Gleichgewicht hält (S. 259). So kann man beim toten Hunde vom angeschnittenen Ureter aus die Blase bis zu 20 cm Wasserhöhe füllen, ohne daß etwas ausfließt. Beim lebenden Hunde kann man die Blase unter einem 4—6mal so hohen Wasserdruck anfüllen, ohne daß der Verschluß aufhört. Dieser Verschluß kommt beim lebenden Tiere also zustande: in dem Maße, als der Inhalt der Blase zunimmt, werden die Blasenwandungen und damit auch die in letzteren verlaufenden sensiblen Nerven gedehnt; je stärker diese Dehnung wird, eine desto stärkere sensible Erregung läuft zum Rückenmark hinauf, und desto stärker werden die zum Sphinkter tretenden motorischen Fasern reflektorisch erregt, desto kräftiger kontrahiert sich der Sphinkter und verwehrt dem Blaseninhalt den Austritt. Erreicht der Druck des Inhaltes eine bestimmte Höhe (etwa 120 cm Wasserdruck), so vermag der Sphinkter nicht länger den Blasenhals zu verschließen, der Inhalt läuft so lange aus, bis der Druck wieder auf jene Höhe gesunken ist, welcher der reflektorisch kontrahierte Sphinkter das Gleichgewicht zu halten vermag. Das Zentrum für den Blasenschluß liegt beim Hunde nach Budge sowie Nawrocki in der Höhe des 5. Lendenwirbels. Durchschneidet man das Lendenmark in dieser Höhe, so hört der aktive Blasenschluß auf. Alsdann kann die Blase beim lebenden Tier nicht stärker gefüllt werden als an der Leiche. Die sensible Bahn für diesen Reflexvorgang bilden die Nn. vesicales, die im N. erigens verlaufen, die motorischen Fasern treten durch die 2. und 3. vordere Sakralwurzel vom Rückenmark ab und in die Bahn der Nn. hypogastrici über. — Das Harnlassen (Kontraktion des M. detrusor urinae) ist dagegen ein willkürlicher Akt, der aber erst unter gleichzeitigem Nachlaß des Sphinkterverschlusses zustande kommt; es kann auch reflektorisch durch Reizung der sensiblen Blasennerven (1.—4. hintere Sakralwurzel bezw. Nn. erigentes) im Lendenmark ausgelöst werden (motorische Bahn: 2. und 3. vordere Sakralwurzel, aus denen der N. erigens hervorgeht).

Ganz analog verhält es sich mit dem Verschluß des Afters (S. 188). Auch hier werden durch die Dehnung der Mastdarmwand seitens der sich ansammelnden Fäces sensible Erregungen gesetzt, die reflektorisch eine mit der Stärke der Erregung wachsende Kontraktion der Sphincteres ani, und zwar zuerst des schwächeren internus, später des kräftigeren externus, zur Folge haben. Das Centrum ano-spinale liegt etwa in derselben Höhe wie das Centrum vesico-spinale. Beim Menschen liegen nach pathologischen Erfahrungen beide Zentren in der Höhe der 3. und 4. Sakralwurzel. Die sensible Bahn bilden Fasern aus dem Plexus mesentericus inf. und dem Plexus haemorrhoidalis, die motorische Bahn: Fasern des Plex. pudendus, die ebenfalls im N. erigens verlaufen. Beim Hunde hat Goltz beobachtet, daß nach Abtrennung des Lendenvom Rückenmark der Sphincter ani externus sich um den in den Mastdarm eingeführten Finger rhythmisch kontrahiert. — Die Kotentleerung ist ein durch die Nn. erigentes sowie die Nn. hypogastrici, die die Längsmuskeln des Mastdarmes versorgen, vermittelter willkürlicher Akt, kann aber auch auf Reizung der sensiblen Mastdarmnerven reflektorisch erfolgen.

Der für die Begattung so wichtige Akt der Ejakulation des Samens, sowie die die Austreibung der Frucht aus der Gebärmutter bewirkenden Zusammenziehungen des Uterus, die sog. Wehentätigkeit, werden vom Rückenmark beherrscht. Die Zentren für diese Reflexakte liegen im obersten Teil des Lendenmarks. Für die Ejakulation bilden die sensible Bahn: der N. dorsalis penis, die motorische: die Nn. perinei, beide aus dem Plex. pudendus; in Tätigkeit gesetzt werden dabei die Mm. bulbo- und ischiocavernosi. Für den Geburtsakt bilden Fasern vom Plex. uterinus die sensible, zur Uterusmuskulatur gehende Fasern die motorische Bahn.

Sehnenreflexe. Nach Westphal und Erb (1875) rufen mechanische Reize (Klopfen) auf das zur Sehne des M. quadriceps femoris gehörige Lig. patellae Reflexzuckung im M. quadriceps hervor (Patellarreflex), ebenso Klopfen der Achillessehne Zuckungen im M. gastrocnemius und soleus (Achillessehnenreflex). Das Zentrum für ersteren Reflex liegt im Lendenmark in der Höhe des 3. und 4. Lendennerven. Es handelt sich hier um Reizung der sensiblen Nerven der Sehne. Wenn auch mechanische Reize vorwiegend wirksam sind, so wird der Reflex doch auch durch elektrische Reize (Induktionstrom), nur weniger prompt, ausgelöst.

Automatie im Rückenmark. Abgesehen von der bisher betrachteten Reflextätigkeit wird dem Rückenmark „Automatie" zugeschrieben, d. h. es werden an gewissen Stellen desselben, ohne Zutun des Willens (also unwillkürlich) und ohne von der Peripherie oder von anderen nervösen Teilen herkommende Anregung (also auch nicht reflektorisch), motorische Neuronen in Erregung versetzt. Die Automatie ist dadurch von den Reflexen geschieden, daß, während diese von der Peripherie aus durch sensible Reize erregt werden, bei jener die Erregung der Zentren direkt und un-

mittelbar erfolgt, entweder durch Stoffwechselprodukte (Kohlensäure u. a.) der Nervenzellen selbst oder durch eine veränderte Beschaffenheit des jene Zentren umspülenden Blutes (S. 449). So ist eine Zunahme im Gehalte des Blutes an Kohlensäure oder eine die Norm übersteigende Höhe der Bluttemperatur für die automatischen Zentren als Reiz anzusehen; durch kohlensäurereiches oder überhitztes Blut werden die Zentren des Rückenmarks, in noch höherem Grade, wie wir sehen werden, die des verlängerten Marks erregt.

Spinale Schwitzzentren. Außer den zu den Muskeln tretenden gibt es noch die Drüsen versorgende zentrifugale Nervenfasern: sekretorische Nerven. Goltz hatte zuerst beobachtet, daß Reizung des peripherischen Stumpfes vom durchschnittenen N. ischiadicus oder Plex. brachialis beim Hunde alsbald große Schweißtropfen auf der unbehaarten Haut der Zehenballen erscheinen läßt; da derselbe Erfolg nach Luchsinger noch volle 20 Min. nach der Amputation des Beines sich erzielen läßt, ist das Schwitzen durch Nervenerregung eine echte Sekretion, die Tätigkeit der Drüsenzellen direkt abhängig von der Nervenerregung. Da gesteigerte Schweißsekretion auf Ueberhitzen und Ersticken der Tiere auch noch nach Durchschneidung der hinteren Wurzelfasern zu beobachten ist, muß erstens die Einwirkung dieser Reize auf die graue Substanz des Rückenmarkes stattfinden, und ferner müssen die sekretorischen Nerven, gleichwie die motorischen, durch die vorderen Wurzeln das Rückenmark verlassen (S. 451). Die Zentren für die Schweißfasern der vorderen Extremitäten liegen bei jungen Katzen, die wegen ihrer außerordentlichen Neigung zum Schwitzen sich in erster Linie für diese Versuche empfehlen, in der Höhe des 4.—6. Halswirbels, die für die hinteren Extremitäten zwischen 9.—12. Brustwirbel, und von ihnen treten die Schweißfasern nach Langley durch die 4.—10. Brustwurzel bezw. durch die 12. Brust- und 1.—3. Lendenwurzel ab. In ihrem peripherischen Verlaufe sind die Schweißfasern allgemein größeren Nervenstämmen zugeteilt, für die Vorderpfote der Katze dem N. medianus und ulnaris, für die Hinterpfote dem N. ischiadicus. Abgesehen von den erwähnten direkten Reizen können die Schweißzentren auch reflektorisch von der Haut und von sensiblen Nerven überhaupt in Erregung gesetzt werden, „Reflexschwitzen“ (S. 460).

Ferner enthält das Rückenmark vasomotorische Zentren, d. h. Zentren, von denen aus die Tätigkeit der Gefäßmuskeln beherrscht wird. Wahrscheinlich sind es mehrere, doch ist bisher nur die Lage des Gefäßzentrums für die hinteren Extremitäten von Ostroumoff festgestellt, und zwar im unteren Teile des Brustmarkes und im oberen Teile des Lendenmarkes. Diese Zentren halten dauernd die Gefäße in einem mittleren Erregungzustande, „Gefäßtonus“. Reizung dieser Zentren führt zur Verengerung der mittelgroßen und kleinen Arterien und damit zur Drucksteigerung in den großen Gefäßstämmen (Art. femoralis, brachialis); nach

Zerstörung dieser Zentren erweitern sich die kleinen Arterien, und damit sinkt der Druck in den großen Arterienstämmen. Es sind diese Zentren gewissermaßen nur Unterstationen des allgemeinen, den ganzen Körper beherrschenden vasomotorischen Zentrums im verlängerten Mark (S. 470). Trennt man das Rückenmark vom Hirn, sodaß das vasomotorische Zentrum des verlängerten Markes ausgeschaltet ist, so erweitern sich die Gefäße am Rumpfe und an den Extremitäten. Indes schon nach einigen Tagen kehren, wie Goltz gefunden, die Gefäße zu ihrer normalen Weite zurück, und erst, wenn das Rückenmark zerstört wird, erfolgt wieder eine nun dauernde Erweiterung der Gefäße ad maximum, ein Beweis, daß nach Entfernung des Hirns der Gefäßtonus vom Rückenmark beherrscht und reguliert wird. Die Nervenfasern, die zu den Muskeln der Gefäße treten, verlassen das Rückenmark durch die vorderen Wurzelfasern (S. 451). Auch diese Gefäßfasern gesellen sich in ihrem weiteren Verlaufe den größeren Nervenstämmen: Ischiadicus, Ulnaris, Medianus zu.

Für die Bewegung der Lymphherzen (S. 206) enthält nach Volkmann und Heidenhain das Rückenmark automatische Zentren. Die Lymphherzen pulsieren unabhängig vom Blutherzen und auch das rechtseitige und linkseitige mit verschiedener Frequenz. Nach Zerstörung des Rückenmarks beim Frosch in der Höhe des 2. Wirbels stehen die vorderen Lymphherzen still, die hinteren nach Zerstörung des Marks in der Höhe des 8. Wirbels. Demnach wird die rhythmische Bewegung der Lymphherzen von Zentren beherrscht, die im Rückenmark liegen.

Reflextonus. Man meinte früher, daß vom Rückenmark aus die Körpermuskeln beständig in einem geringen Grade von Kontraktion erhalten werden, „Muskeltonus". Hängt man einen Frosch, dem das Hirn vom Rückenmark durch einen Schnitt abgetrennt, und dem auf der einen z. B. rechten Seite noch der N. ischiadicus durchschnitten ist, an den Kiefern auf, so sieht man am rechten Beine alle Gelenke offnere, stumpfere Winkel bilden, als am linken normalen Beine, daher auch die Spitze der großen Zehe rechterseits tiefer herabhängt als linkerseits. Da dieselbe Erscheinung zu beobachten ist, wenn rechterseits nur die hinteren sensiblen Wurzeln des Ischiadicus durchschnitten sind, ja sogar, wenn nur die Haut des rechten Hinterbeins abgezogen ist, so ergibt sich daraus, daß die Kontraktion der Beugemuskeln eine reflektorische ist, herrührend von leichter Zerrung der sensiblen Nerven in der Haut des herabhängenden Hinterbeins. Daher erfolgt auch, wie Donders und Brondgeest gezeigt haben, nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln des Ischiadicus infolge Fortfalls dieser schwachen Beugung eine geringe Verlängerung des Beins. Dieser Tonus ist somit als Reflextonus anzusehen. Ist auch die erwähnte Erscheinung als solche kaum mehr als theoretisch von Belang, so ist sie doch in anderer Beziehung für die Wärmeökonomie des Tierkörpers bedeutsam. Wir wissen aus der allgemeinen Muskelphysiologie, daß der Stoffwechsel des ruhenden Muskels: Aufnahme von Sauerstoff, Bildung von Kohlensäure, Bildung von Milchsäure etc. und infolge dieser chemischen Prozesse Bildung von Wärme, gegenüber dem des tätigen Muskels außerordentlich zurücktritt (S. 358); daher wird auch bei Muskelruhe nur wenig Kohlensäure und wenig Wärme gebildet. Nun läßt

sich zeigen, daß durch Hautreize der Stoffwechsel der Muskeln, auch wenn es dabei zu sichtbaren Kontraktionen nicht kommt, außerordentlich gesteigert wird. Auch hier werden infolge der von der Haut hinauflaufenden sensiblen Erregungen die Muskeln vom Rückenmark aus zu einem größeren Stoffwechsel: vermehrter Bildung von Kohlensäure und Wärme angeregt. Man nennt diesen, im wesentlichen von Zuntz und Pflüger festgestellten Vorgang den chemischen Reflextonus. Wirkt nun ein starker Reiz auf die Haut, z. B. der Kältereiz, so kommt es reflektorisch zu einer Anfachung der im ruhenden Muskel sonst geringen chemischen Prozesse und damit zu vermehrter Wärmebildung (S. 327). Allein durch Beschränkung der Wärmeabgaben von der Haut kann innerhalb gewisser Grenzen das Absinken der Körpertemperatur verhütet werden (S. 327): darüber hinaus bedarf es dann außerdem noch einer Steigerung der Wärmebildung des Körpers, und dieses wesentliche Moment für die Wärmeökonomie kommt auf dem Wege des chemischen Reflextonus zu Stande. Umgekehrt setzt hohe Außentemperatur die Erregung der sensiblen Hautnerven und damit reflektorisch die Größe des Stoffwechsels und der Wärmebildung durch die Muskeln herab: es wird also bei hoher Außentemperatur von den Muskeln weniger Wärme produziert. Dieser Reflextonus ist indes nur für die kleineren Säuger von Bedeutung, kaum für die grösseren Tiere (S. 291).

Ist das Rückenmark für den Fortbestand des Lebens unentbehrlich? Goltz und R. Ewald (1896) ist es gelungen, Hunde Jahre lang am Leben zu erhalten, denen nach einander das Brust-, Lenden- und Kreuzbeinmark entfernt worden war, sodaß sie nur noch Hirn, verlängertes Mark und Halsmark besaßen. Nach einem Anfangstadium shokartiger Herabminderung aller Lebenserscheinungen stellte sich die Harn- und Kotentleerung, die Regulierung der Weite der Blutgefäße (der Gefäßtonus) und damit die Körperwärme fast wie in der Norm wieder her. Die gelähmte quergestreifte Körpermuskulatur im Bereiche der Exstirpation geht mit der Zeit vollständig zu Grunde (bindegewebige Entartung), nur die quergestreiften Sphinkter ani ext. und Constrictor cunni bleiben erhalten und erregbar. Auch der Geburtsakt und das Säugegeschäft können bei einem rückenmarklosen Tiere ganz normal ablaufen. Aus dieser wichtigen Versuchsreihe ist zu schließen, daß alle die genannten, für gewöhnlich vom Rückenmark beherrschten Verrichtungen auch noch anderweitige Innervationen, offenbar aus dem sympathischen Nervensystem, erhalten.

Verlängertes Mark.

Das verlängerte Mark, Medulla oblongata, von Goltz „Kopfmark“ genannt, schließt sich an das Rückenmark an.

Am oberen Ende des Rückenmarks verlagern sich die weißen Strangfasern in mannigfacher Weise, auch die Ausdehnung und Form der grauen Substanz ändert sich erheblich, neue Anhäufungen von Ganglienzellen treten auf, sodaß durch alles dies das typische Bild des Rückenmarkquerschnittes (Fig. 86, S. 455) sich mehr und mehr verwischt, zumal dicht über dem Rückenmarksende beiderseits, da wo die Seitenstränge lagen, die Oliven, graue, vielfach gefältete nervenzellenreiche Gebilde (Fig. 87, S. 475) sich einschieben und der Zentralkanal, immer weiter nach hinten rückend, sich zur Rauten-

grube (4. Ventrikel) erweitert. Auf den Verlauf, die Endigung und die Leitung in den einzelnen Strängen kommen wir bei der Frage nach den Leitungsbahnen im Rückenmark zurück (S. 472 ff).

Reflexzentren. Das verlängerte Mark enthält sehr viele Nervenkerne, d. h. Ganglienzellen, von denen die meisten motorischen Gehirnnerven (Facialis, Abducens, Trigeminus, Vagus, Hypoglossus) entspringen, daher auch fast alle an den Hirnnerven zu beobachtenden Reflexe in der Medulla oblongata übertragen oder ausgelöst werden. Der Kern vom N. facialis bildet das Zentrum für den Schluß der Augenlidspalte, „Blinzelreflex", der reflektorisch jedesmal erfolgt, wenn die Conjunctiva oder die Wimperhaare der Augenlider berührt werden. Die sensible Erregung gelangt durch Zweige (N. infraorbitalis und lacrymalis) vom 1. Aste des Trigeminus zur Med. obl. und wird hier auf den N. zygomaticus vom Facialis übertragen, dessen Erregung den M. orbicularis palpebrarum in Kontraktion versetzt.

Ferner liegt hier, und zwar in den Nebenoliven, das Zentrum für den Schling- und Schluckakt. Sobald der Schluckakt (S. 141) willkürlich oder unwillkürlich eingeleitet ist, erfolgt der weitere Ablauf desselben ohne unser Zutun, reflektorisch. Es werden nämlich durch den Bissen die sensiblen Nerven des hinteren Zungenrückens (N glosso-pharyngeus), des Gaumens (Rami palatini descendentes vom 2. Trigeminusaste) und auch der Kehlkopfschleimhaut (N. laryngeus sup.) mechanisch erregt, diese Erregung wird in der Med. oblong. auf motorische Fasern (R. palatinus vom Facialis, R. crotaphitico-buccinatorius vom Trigeminus und R. pharyngeus n. vagi) übertragen, welche zu den Schlingmuskeln (M. mylohyoideus, hyoglossus, stylopharyngeus, levator palati mollis, levator uvulae) gehen, infolge dessen läuft die Schlingbewegung reflektorisch ab.

Weitere sehr wichtige Reflexbewegungen, wie das Niesen und Husten, werden von der Med. obl. ausgelöst. Jedesmal, wenn die sensiblen Nerven der Nasenschleimhaut (Nn. nasales ant. vom 1. Aste des Trigeminus) gereizt werden, sei es durch einen in die Nase gelangten Fremdkörper oder durch chemisch reizende Substanzen oder endlich durch pathologische Zustände der Nasenschleimhaut, wird die Erregung in der Med. obl. auf die motorischen Nerven des weichen Gaumens und der Exspirationsmuskeln (Bauchmuskeln) übertragen, infolge deren es zu einer sehr energischen, nicht selten sich mehrmals hinter einander wiederholenden kräftigen Exspiration kommt, durch welche der infolge Kontraktion des weichen Gaumens und des Zäpfchens hergestellte Verschluß der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle plötzlich gesprengt wird: durch diesen nun in die Nasenhöhle einbrechenden Exspirationstoß können Fremdkörper aus der Nasenhöhle herausgeschleudert werden. Wird die Schleimhaut des Kehlkopfes, der Trachea oder der Bronchien durch Fremdkörper oder infolge krankhafter Veränderungen derselben gereizt, so läuft der Reiz in der sensiblen Bahn des N. laryngeus sup. zum verlängerten Mark und zum Rückenmark hinauf,

wird dort auf den N. laryngeus inf. (s. recurrens) und auf die Nerven der Exspirationsmuskeln übertragen. Die Erregung des ersteren hat krampfhaften Verschluß der Stimmritze (Mm. arytaenoidei [transversi et obliqui] und thyreo-arytaenoidei [S. 410]) zur Folge. Durch die kräftige Kontraktion der Exspiratoren (Bauchmuskeln und M. latissimus dorsi) wird die in den Lungen komprimierte Luft mit solcher Gewalt herausgetrieben, daß der Verschluß der Stimmritze gesprengt und zugleich etwa vorhandene Fremdkörper oder angehäuftes Sekret herausgeschleudert werden. Die Reflexe des Niesens und Hustens funktionieren gewissermaßen als Wächter des Respirationstraktes.

Auch die Kaubewegungen werden von der Med. obl. ausgelöst. Die motorische kleinere Portion des Trigeminus entspringt von den Alae cinereae am Boden des IV. Ventrikels und sendet den R. crotaphitico-buccinatorius zu sämtlichen Kaumuskeln (M. masseter, temporalis, pterygoidei). Schreitet daher eine reflektorische Erregung des Rückenmarks bis zur Med. obl. vor, so tritt eine Kaubewegung und bei erhöhter Reflexerregbarkeit treten tonische Krämpfe der Kaumuskeln, Kinnbackenkrampf oder Trismus (S. 459) ein. Der Trismus ist daher als Anzeichen einer Mitaffektion der Med. obl. von übler Bedeutung.

Endlich enthält die Med. obl. Zentren für die Speichel- und Thränensekretion. Von den Geschmacks- und den sensiblen Nerven der Mundhöhle (N. glossopharyngeus, N. lingualis trigemini) anlangende Erregungen werden mittels der hier gelegenen Nervenkerne des Glossopharyngeus auf die zu den Speicheldrüsen gehenden Fasern dieser Nerven übertragen. Es kann daher auch bei einem Tiere, dessen Großhirn vom verlängerten Mark abgetrennt ist, durch Reizung der Mundschleimhaut wie durch direkte elektrische Reizung der Med. obl. noch ergibige Absonderung der Speicheldrüsen hervorgerufen werden. In der Bahn der sensiblen Kopfnerven, hauptsächlich vom 1. Aste des N. trigeminus anlangende Erregungen (so der Infraorbitalzweige bei Berührung der Lidränder oder der Augenbindehaut, der Ciliaräste beim Blicken in die Sonne, der Nasenäste bei mechanischer oder chemischer Reizung der Nasenschleimhaut) werden mittels der Nervenkerne des Facialis in der Med. obl. auf die zu den Thränendrüsen ziehenden Fasern desselben übertragen, ebenso psychische Erregungen vom Hirn aus (Angst, Schmerz, Wuth). Endlich können die Zentren für die Speichel- und Thränensekretion reflektorisch auch durch Reizung anderer sensibler Nerven (z. B. des Ischiadicus) erregt werden.

Zu den Reflexzentren der Med. oblong. ist auch das Zentrum für den Brechakt zu rechnen, das dem maschinenmäßigen Ineinandergreifen der beim Erbrechen (S. 156) tätigen Muskeln vorsteht. Die zentripetalen Bahnen, durch welche die Erregung dieses Zentrums vermittelt wird, bilden für den Schlund der N. glossopharyngeus, für Speiseröhre und Magen der N. vagus, für Leber, Darm, Uterus und Nieren der N. splanchnicus. Das Brechzentrum kann auch

vom Hirn aus erregt werden (ekelerregende Vorstellungen, schwindelerregende Sinneseindrücke, Erschütterung, Verletzung oder Erkrankung des Hirns). Nach Hermann und Grimm bestehen nahe Beziehungen zwischen dem Brech- und dem gleich zu beschreibenden Atemzentrum.

Automatische Zentren. Außer diesen vorzugsweise reflektorischen Zentren beherbergt die Med. obl. noch eine Reihe der lebenswichtigsten automatischen Zentren (S. 463). In erster Linie ist das Atemzentrum zu nennen. Zu beiden Seiten der Spitze des Calamus scriptorius liegt, bis in die Formatio reticularis (Fig. 87, S. 475) hinein sich erstreckend, ein von Ganglienzellen durchsetzter Nervenstrang, dessen Zerstörung durch den sog. Nackenstich, infolge Sistirung der Atembewegungen, bei Warmblütern augenblicklichen Tod herbeiführt. Legallois (1812) und Flourens (1842) haben dieses Centrum entdeckt; Flourens nannte es Noeud vital, „Lebensknoten." Zerstört man das Zentrum nur einseitig, so hören nach Schiff nur die Atembewegungen dieser Seite auf, während die der anderen Seite unverändert vor sich gehen. Zerstört man die obere Partie dieses Zentrums, so sistieren nur die Atembewegungen des Kopfes (Nasenatmung), zerstört man die untere Partie, so sistieren nur die Atembewegungen des Rumpfes. Der wichtigste Atemnerv, durch den die Erregung vom Atemzentrum abläuft, ist der N. phrenicus, der vorwiegend aus dem fünften und sechsten, doch auch dem vierten Cervikalnerven entspringt; Durchschneidung beider Phrenici lähmt das Zwerchfell, führt aber, wenigstens bei erwachsenen Tieren, nicht unmittelbar den Tod herbei, da die Rippenheber (S. 108, 109), die ihre Nerven aus dem Brustmark erhalten, die Erweiterung des Thorax noch eben ausreichend besorgen. Die Nervenbahnen vom Atemzentrum zu den Kernen des N. phrenicus und der Nn. intercostales verlaufen im gleichseitigen Seitenstrang. Spaltet man die Med. obl. in der Mittellinie, so bleiben nach Longet die Atembewegungen auf beiden Seiten übereinstimmend. Das Atemzentrum steht mit den Ursprüngen der Nn. vagi in Verbindung; das Zustandekommen der Erregung des Zentrums durch den Reiz des dasselbe umspülenden Blutes soll erst bei der Betrachtung der Funktion der Nn. vagi erörtert werden (vergl. Hirnnerven).

Nach Langendorff u. a. machen neugeborene und ganz junge Tiere selbst nach Abtrennung der Med. oblong. vom Rückenmark auf Reizung rhythmische Atembewegungen. Unterhält man eine Zeit lang künstliche Respiration, so kann weiterhin selbst bei erwachsenen Tieren nach Wertheimer spontane Atmung, wenigstens eine Zeit lang (bis 1 Stunde), zu Stande kommen. Danach sind auch im Halsmark selbständige spinale Atemzentren, gleichsam Unterstationen, vorhanden, für die also im Kopfmarke das übergeordnete Zentrum liegt.

In unmittelbarer Nähe des Atemzentrums hat man ein Krampfzentrum angenommen, weil bei Zunahme des Dyspnoe schließlich die ganze Körpermuskulatur von Krämpfen befallen wird. Dasselbe stellt ebenfalls gleichsam ein übergeordnetes Reflexzentrum über die einzelnen Zentren im Rückenmark

dar. Mechanische Reizung des Bodens der Rautengrube beim Kaninchen (in der vorderen Hälfte) und beim Frosch (in der hinteren Hälfte) lösen allgemeine Krämpfe aus. Hierher gehören auch die allgemeinen Krämpfe, die infolge dyspnoischer Reizung bei Verblutung und beim Kußmaul-Tenner'schen Versuch auftreten (s. u.).

Ein wenig entfernt vom Atemzentrum liegt ein Zentrum, von dem aus die Herztätigkeit beeinflußt werden kann und zwar nach der Entdeckung der Gebrüder Weber (1845) in dem Sinne, daß die Schlagfrequenz des Herzens bei Reizung dieses Zentrums verlangsamt wird, und bei sehr intensiver Reizung Stillstand des Herzens bei praller Erfüllung der Herzhöhlen mit Blut, also diastolischer Herzstillstand eintritt. Man bezeichnet solche Zentren, von denen aus keine Bewegung angeregt, vielmehr eine bereits angeregte Bewegung verzögert oder gehemmt wird, als „Hemmungzentren" und nennt daher diese Stelle der Med. obl. das Herzhemmungzentrum. Auch dies Zentrum steht in direkter Beziehung zu den Nn. vagi, insofern letztere die Erregungen dieses Zentrums zum Herzen leiten. Wir werden daher bei der Funktion der Nn. vagi hierauf noch näher eingehen. Neben dem Hemmungszentrum findet sich nach v. Bezold (1862) noch ein Herzbeschleunigungzentrum. Durchschneidet man die Nn. vagi, sodaß der Einfluß des Hemmungzentrums auf das Herz ausgeschaltet ist, und reizt nun die Med. obl. mit Induktionströmen, so erfolgt eine Beschleunigung der Herztätigkeit. Wir kommen hierauf noch bei der Lehre vom Sympathikus zurück.

Endlich findet sich in der Med. obl. unterhalb des Atemzentrums, nach C. Ludwig im unteren Teile der oberen Olive, das bilateral-symmetrisch angelegte Gefäßzentrum oder vasomotorische Zentrum für den ganzen Körper, von dem aus die Ringmuskeln der mittleren und kleineren Arterien (sowie der Venen) beständig schon in der Norm in einem mittleren Erregungzustand, in einem Zustande mäßiger Kontraktion, „Tonus", erhalten werden. Wird das Zentrum erregt, so werden die kleinen Arterien stärker verengt, die Gewebe und Organe werden daher blaß, die Geschwindigkeit des Blutlaufes nimmt ab, und in den vor der Verengerung gelegenen großen Arterien (Carotis, Femoralis) steigt der Blutdruck an. Zerstört man das Zentrum, so erweitern sich die kleinen Arterien, und dementsprechend nimmt die Blutfülle der Gewebe und Organe zu, ein großer Teil des Blutes sammelt sich namentlich in den weiten Unterleibsgefäßen an, während im übrigen Körper geringe Blutfüllung, Anämie, angetroffen wird. Auch nach Ausschaltung dieses „dominierenden" Zentrums, das die Blutverteilung im Körper den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen bestimmt ist, bleibt der Gefäßtonus nicht dauernd aufgehoben, indem spinale vasomotorische Zentren, gewissermaßen Unterstationen, den Gefäßtonus für Rumpf und Extremitäten regulieren (S. 465). Für die vasomotorischen Zentren gibt gesteigerte Venosität des Blutes einen energischen Reiz ab, daher bei der Erstickung infolge hoch-

gradiger Verengerung der mittelgroßen und kleinen Arterien der Druck in den großen Arterien ad maximum steigt. Auch durch jede peripherische, sensible Reizung werden die vasomotorischen Zentren reflektorisch erregt, daher der Druck in den großen Arterien steigt, reflektorische Blutdruckerhöhung auf sensiblen Reiz.

Zwischen dem vasomotorischen Zentrum im Kopfmark und dem Atemzentrum bestehen nahe Beziehungen, indem ersteres durch letzteres miterregt werden kann, besonders in der Dyspnoe. Es kommt dann zu periodischen Schwankungen des Blutdruckes. So entstehen die Traube-Hering'schen Wellen des Blutdruckes (nicht zu verwechseln mit den Atemschwankungen des Blutdruckes, die eine peripherische Ursache haben, S. 120; Fig. 22, S. 69) durch Uebertragung eines Impulses vom Atemzentrum auf das Gefäßzentrum. Die Traube-Hering'schen Wellen treten beim Hunde leicht auf nach Injektion einer geringen Menge Magnesiumsulfat, in tiefer Morphiumnarkose u. a.

Ebenso wie für die Gefäßzentren, findet sich auch für die spinalen Schwitzzentren (S. 464) ein allgemeines, zusammenfassendes Zentrum in der Med. obl. Bei Reizung der Med. obl. schwitzen nach Adamkiewicz alle vier Extremitäten junger Katzen noch $^{3}/_{4}$ Stunden nach dem Stillstande der Atem- und Herztätigkeit. Auch die Schweißfasern für den Kopf haben ihr Zentrum in der Med. obl.

In der Med. obl. liegt nach Schiff und Salkowski ferner ein Zentrum, von dem der M. dilatator pupillae, gleichwie die Gefäßmuskeln vom vasomotorischen Zentrum, in beständiger tonischer Erregung mittleren Grades erhalten wird. Wird dies Zentrum gereizt z. B. durch Erstickung des Tieres, so erweitert sich die Pupille. Nach Budge soll sich dies Zentrum noch durch das ganze Halsmark und den obersten Teil des Brustmarks erstrecken (Centrum cilio-spinale). Wir kommen hierauf noch beim Sympathikus zurück.

Endlich ist noch eine von Cl. Bernard (1852) entdeckte Wirkung der Verletzung der Med. obl. zu erwähnen. Nach Verletzung des Bodens vom 4. Ventrikel ein wenig nach oben und vorn vom Lebensknoten erscheint bei Kaninchen gewöhnlich schon nach 1 bis 2 Stunden Zucker im Harn, der indes bereits nach 24 Stunden zu verschwinden pflegt. Man nennt deshalb die Operation „Zuckerstich oder Piqûre" und bezeichnet diese Stelle der Med. obl. als Diabeteszentrum (S. 231). Daß dieser Zucker aus dem Leberglykogen stammt, ergibt sich daraus, daß bei entleberten Fröschen oder bei Kaninchen, deren Lebern infolge mehrtägigen Hungerns nahezu glykogenfrei sind (S. 229), der Zuckerstich sich zumeist unwirksam erweist. Es ist bemerkenswert, daß auch nach Verletzung des Kleinhirns, nach Durchtrennung des Rückenmarks oder des untersten Hals- und obersten Brustganglions vom Sympathikus ebenfalls vorübergehende Zuckerausscheidung durch den Harn auftreten soll. Die Erklärung dieser Erfahrungen bewegt sich zur Zeit noch in Hypothesen.

Leitungsbahnen vom Rückenmark zum Gehirn.

Bei der ausserordentlichen Schwierigkeit, den Verlauf der Leitungsbahnen anatomisch zu verfolgen — bilden diese doch im Verein mit dem dichten Netz der Dendriten einen schwer entwirrbaren Knäuel — war man bis in die neuere Zeit darauf angewiesen, aus den Erfolgen von Durchschneidungs- und Reizungsversuchen am Rückenmark und Gehirn und aus gelegentlichen pathologischen Beobachtungen sich den Faserverlauf zu konstruieren. Erst in neuerer Zeit ist es gelungen, die Leitungsbahnen im Rückenmark anatomisch genauer zu verfolgen. Die eine, von Türck herrührende Methode gründet sich auf die Tatsache, daß nach bestimmten Verletzungen oder Krankheitsherden am Hirn resp. Rückenmark die zugehörigen Leitungsbahnen allmählich schwinden, degenerieren (S. 433) und durch Bindegewebe ersetzt werden, „sekundäre Degeneration", daher man nur den Verlauf dieser Faserzüge zu verfolgen braucht. Die andere, die embryologische Methode von Flechsig fußt auf dem Funde, daß die Strangsysteme sich zu verschiedenen Zeiten entwickeln, und die zu ihnen gehörigen Fasern sich zu verschiedenen Zeiten mit einer Markscheide umgeben, wodurch sie erst funktionsfähig werden sollen. Beide Methoden lehren, daß die Vorder-, Hinter- und Seitenstränge nicht einheitliche gleichwertige Fasermassen sind, daß sie sich vielmehr aus mehreren, funktionell zu unterscheidenden Abteilungen zusammensetzen. Im allgemeinen trifft die zuerst von Longet aufgestellte Anschauung zu, daß wie die vorderen Wurzelfasern motorisch, die hinteren sensibel sind, ebenso die weißen Vorderstränge motorische Impulse leiten, die weißen Hinterstränge dagegen Leitungsbahnen für die sensible Erregung von den in das Rückenmark eingetretenen hinteren Wurzelfasern zum Gehirn bilden, während die weißen Seitenstränge motorische und sensible Leitungsbahnen gemischt enthalten.

Die Degenerations- und die embryologische Methode haben gelehrt, daß man in den einzelnen Strängen folgende Systeme zu unterscheiden hat, wie in Fig. 86 (S. 455) bereits wiedergegeben. In den Vordersträngen: an der vorderen Längsfurche gelegen, den Pyramidenvorderstrang, lateralwärts die Vorderstranggrundbündel, beides motorische Bahnen. In den Seitensträngen: am meisten nach vorn die Seitenstranggrundbündel, gemischte (d. h. sensible und motorische) Bahnen, am meisten nach hinten und medianwärts den Pyramidenseitenstrang, motorische Bahnen, am meisten lateralwärts vorn das Gower'sche Bündel (Fasciculus antero-lateralis), hinten den Kleinhirnseitenstrang, beide nur sensible Bahnen enthaltend. Endlich im Hinterstrang: an die hintere Längsfurche grenzend, den Goll'schen Strang und lateralwärts davon den Burdach'schen Strang: beide ausschließlich sensible Bahnen und zwar jener für die untere Extremität, dieser für die obere Extremität.

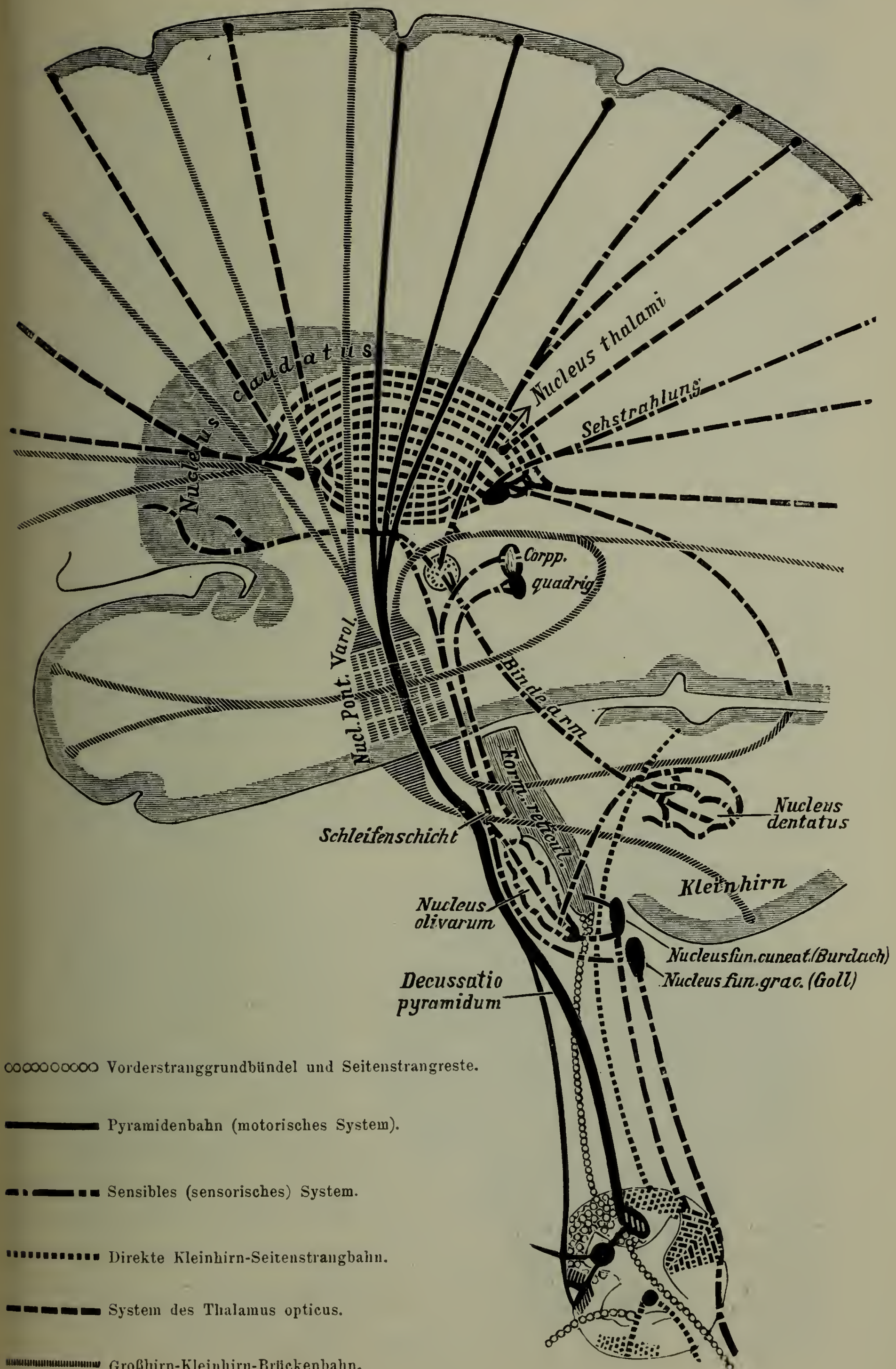
Durchschneidung der weißen Hinterstränge allein macht die-

jenigen Körperteile, deren sensible Nerven unterhalb der Schnittstelle in das Rückenmark eintreten, gefühllos, anästhetisch, und zwar unempfindlich für die einzelnen Gefühlsmodalitäten (Berührungs-, Temperatur- und Muskelgefühl), dagegen ist nach Schiff das Schmerzgefühl in diesen Teilen erhalten, sodaß es danach scheint, als ob die Schmerzempfindungen in den Hinterhornzellen geleitet werden. Durchschneidet man bei Säugetieren das Rückenmark halbseitig, also bis zur vorderen und hinteren Längsfurche, so tritt Bewegungslähmung ein nur auf der gleichseitigen Körperhälfte und zwar an den Teilen, welche ihre Nerven von unterhalb des Schnittes gelegenen Markpartien beziehen. Die Schmerzempfindlickeit ist an diesen Teilen auf der operierten Seite ausgesprochen erhöht, „Hyperästhesie", auf der gesunden Seite herabgesetzt. Nach einigen Tagen bis Wochen schwindet die Ueberempfindlichkeit und die Sensibilität ist nun auch auf dieser Seite herabgesetzt. Eine befriedigende Erklärung für diese anfängliche Hyperästhesie steht noch aus. Wird die eine Hälfte des Rückenmarks in der Gegend des 10. Brustwirbels, die andere unterhalb der Halsanschwellung (unterhalb des Abganges der die vorderen Extremitäten versorgenden Wurzelfasern) durchschnitten, so zeigen sich beide Hinterbeine weder vollständig gelähmt noch vollständig anästhetisch. Auch wenn man einen Schnitt durch die vordere (ventrale) Hälfte und einen durch die hintere (dorsale) Hälfte in verschiedener Höhe legt, bleibt doch die Mobilität ziemlich erhalten (Schiff). Eine durch Verletzung des Rückenmarks hervorgerufene beiderseitige Lähmung nennt man „Paraplegie". Es ergibt sich, daß innerhalb des Rückenmarks der überwiegende Teil der motorischen Nervenfasern auf der Seite bleibt, auf welcher sie aus der Med. obl. in das Rückenmark eintreten, und daß auch die sensiblen Bahnen, besonders für die Schmerzempfindung, nur eine teilweise Kreuzung erfahren.

Hinwiederum ist es eine seit alter Zeit bekannte Tatsache, daß keine Nervenfaser, weder eine sensible, noch eine motorische, im Gehirn auf derselben Seite endigt, auf welcher sie durch eine vordere oder hintere Wurzelfaser das Rückenmark betreten hat. Erfolgt ein Bluterguß in das rechte Großhirn, z. B. in den rechten Streifenhügel (bez. dessen Schweifkern, Nucleus caudatus) oder in den Sehhügel (Nucleus thalami, Fig. 87, S. 475), so findet sich konstant Lähmung der Muskeln und Verlust des Empfindungsvermögens der linken Körperhälfte: Rumpf- und Extremitäten: solche halbseitige Lähmung bezeichnet man als „Hemiplegie". Sind die Gesichtsmuskeln mitbeteiligt, so findet sich auch an diesen die Bewegungslähmung und nicht minder die Anästhesie im Bereiche des Kopfes konstant auf der dem Ort der Verletzung im Hirn entgegengesetzten Seite. Es müssen also die Fasern, die mittels des Willenseinflusses die linke Körperhälfte bewegen, und diejenigen, welche die sensiblen Erregungen der linken Körperhälfte zu den Empfindungsherden des Gehirns leiten, in der rechten

Hirnhälfte endigen, irgendwo die Medianebene überschreiten, sich kreuzen. Im Rückenmark ist dies, wie wir gesehen haben, für das Gros der Fasern nicht der Fall. Zwischen Rückenmark und Gehirn sind als Leitungsbahnen nur die Med. obl., der Pons und die Großhirnstiele (pedunculi cerebri) eingeschaltet. Durchschneidet man die Großhirnstiele oder den Pons, so findet man noch Lähmung der gegenseitigen Körperhälfte. Anders dagegen im verlängerten Mark. Hier findet mit Sicherheit für die motorischen Fasern eine Kreuzung statt und zwar in der Decussatio pyramidum (Fig. 87); Fasern, die vom Hirn auf der rechten Seite angelangt sind, treten hier auf die linke Hälfte des Marks über, und zwar gehen, je tiefer man in die Med. oblong. herabsteigt, der Reihe nach immer mehr Fasern die Kreuzung ein, etwa in der natürlichen Reihenfolge, sodaß die Nervenfasern für die vorderen Extremitäten sich höher oben kreuzen, als die für die hinteren Extremitäten. Innerhalb des verlängerten Marks kreuzen sich auch die motorischen Fasern für die beiden Kopfhälften und treten nach erfolgter Kreuzung vom Gehirn ab. Findet man daher die Lähmung am Kopfe auf der entgegengesetzten Seite wie am Rumpfe und den Extremitäten, so sitzt die die Lähmung bedingende Ursache an der Hirnbasis und zwar auf derselben Seite, wie die Lähmung am Kopfe; es werden die den Rumpf und die Extremitäten versorgenden motorischen Fasern vor ihrer Kreuzung, der die Gesichtsmuskeln versorgende N. facialis an seiner Austrittstelle aus der Med. obl., also schon nach erfolgter Kreuzung, gedrückt und gelähmt. Die sensiblen Fasern kreuzen sich etwas höher, über und dorsal von der Pyramidenkreuzung, in der sog. Schleifenkreuzung. Es ergeben sich demnach folgende Hauptbahnen für die Leitung der motorischen Erregung. Von der Hirnrinde läuft die durch den Willen gesetzte motorische Erregung in der „Pyramidenbahn" (tractus corticospinalis) durch den hinteren Schenkel der inneren Linsenkapsel (nucleus caudatus), den Sehhügel (nucleus thalami), den Großhirnstiel und die Brücke derselben Seite zwischen den Nuclei pontis Varoli bis zur Med. obl., geht hier in den Pyramiden auf die andere Seite hinüber (decussatio pyramidum), steigt nun gradlinig in Fasern des weißen Seitenstrangs, „Pyramidenseitenstrangbahnen", hinunter, tritt mittels der Endbäumchen dieser Fasern in Kontakt mit den Dendriten der Vorderhornzellen, die ihren Neuriten als vordere Wurzelfaser zu den Muskeln entsenden, endet also auf der, ihrem Ursprunge im Hirn entgegengesetzten Körperhälfte. Daneben findet sich noch eine Nebenleitung von solchen motorischen Fasern, welche sich nicht in den Pyramiden kreuzen, sondern noch im Rückenmark und zwar in den Vordersträngen, „Pyramidenvorderstrangbahn", auf derselben Seite verlaufen, von der sie im Hirn ihren Ursprung genommen, und erst im Verlaufe des Rückenmarks sich successive kreuzen, die vordere weiße Kommissur bildend, also auch bereits gekreuzt an die Ganglien der Vorderhornzellen treten,

Fig. 87.



Schema der Leitungsbahnen nach Flechsig.

deren Neurit in eine vordere Wurzelfaser übergeht. Quere Durchtrennung des Rückenmarks hat daher absteigende Degeneration der Pyramidenbahnen zu Folge. Es ist bemerkenswert, daß die Pyramidenbahnen von allen Rückenmarksbahnen die einzigen sind, die beim Neugeborenen noch der Markscheiden entbehren und daher grau aussehen.

Die Wege, welche die sensible Erregung einschlägt, sind folgende (sensibles oder sensorisches System, Fig. 87, S. 475): Durch die hinteren Wurzeln in den Hintersträngen (Goll' und Burdach'scher Strang) derselben Seite hinauflaufend, endigen sie in Zellen der Med. obl. (nucleus funiculi cuneati und gracilis); hier beginnen neue Neuronen, deren Fasern zwischen den Nervenzellen der Oliven (nucleus olivarum) bogenförmig nach vorn in die Nähe der Pyramidenbahnen treten, weiter, wie schon erwähnt, im Pons auf die andere Seite hinübergehen, „Schleifenkreuzung", und in der Hirnrinde der gekreuzten Seite endigen. Auch hier findet sich eine Nebenleitung: ein Teil der hinteren Wurzelfasern tritt mittels seiner feinen Aufsplitterung in Kontakt mit Dendriten von Hinterhornzellen, die je eine aufsteigende Faser, zumeist im Gowers'schen Bündel entsenden und schon innerhalb des Rückenmarks auf die andere Seite übertreten, also gekreuzt in die Med. obl. eintreten und nun auf der Seite der Kreuzung, gemeinsam mit den Fasern der Schleifenkreuzung die Schleife bildend, hinauf zum Hirn verlaufen, mithin ebenfalls im Hirn auf der, ihrem Verlaufe im Rumpfe entgegengesetzten Seite endigen. Quere Durchtrennung des Rückenmarks hat aufsteigende Degeneration dieser sensiblen Bahnen zur Folge.

Von den Hinterhornzellen (Clarke'sche Säulen), vor deren Dendriten hintere Wurzelfasern sich aufsplittern, gehen Leitungsbahnen ab, die in den Seitensträngen direkt zum Kleinhirn als sog. direkte Kleinhirnseitenstrangbahnen emporsteigen (S. 472).

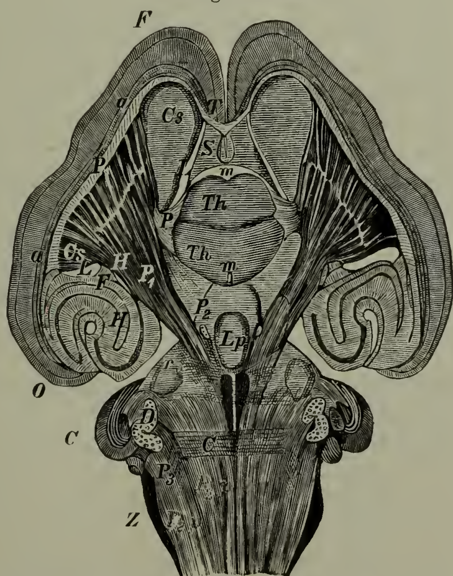
Reizbarkeit des Rückenmarks. Frühere Untersucher (Schiff, van Deen u. A.) nahmen an, daß das Rückenmark selbst unerregbar ist und nur die Erregungen leitet. Schiff teilt es daher in eine kinesodische (motorische Impulse leitende) und in eine ästhesodische (sensible Erregungen leitende) Substanz. Richtig ist, daß elektrische und mechanische Reizung, wenn man die Wurzeln mitzureizen vermeidet, meistens unwirksam ist. Nur die Gefäße in denjenigen Körperteilen, welche unterhalb der Reizstelle liegen, werden verengt; ebenso kann man durch Reizung des Rückenmarks reflektorisch vom Gefäßzentrum im Kopfmark Verengerung der Gefäße und damit Steigerung des Blutdruckes erhalten. Neuerdings sind indessen bei Rückenmarkserregung sichere positive Resultate gewonnen worden. So haben Fick und Engelken bei Reizung des obersten Teiles des Rückenmarks beim Frosch Bewegungen der hinteren Extremität beobachtet. Dabei war, um Reflexwirkungen zu vermeiden, die vordere Markhälfte durch einen Längsschnitt von der hinteren getrennt und nur isoliert gereizt.

Ferner hat dann Biedermann gezeigt, daß sich das Rückenmark dem Zuckungsgesetz gegenüber gerade wie ein peripherischer Nerv verhält; und ferner, daß auch die graue Substanz elektrisch erregbar ist. Scheint demnach die Reizung des Rückenmarks festgestellt, so zeigt sie doch gewisse Besonderheiten. So erhält man bei tetanischer Reizung der oberen Hälfte des Rückenmarks in den hinteren Extremitäten nicht tetanische Krämpfe, sondern geordnete Bewegungen. Der Muskelton bei tetanischer Reizung ist von der Reizfrequenz abhängig. Ein an sich unwirksamer Reiz kann durch Summation wirksam werden. In Bezug auf diese Besonderheiten und die Ungleichartigkeit und Unsicherheit des motorischen Reizerfolges überhaupt muß man berücksichtigen, daß die Nervenfasern erst zu Ganglienzellen gehen, von denen dann die Uebertragung auf die peripherischen Nerven stattfindet. Diese Ganglienzellen als zentrale Elemente können die eintretende Erregung in mannigfacher Weise modifizieren, vielleicht auch hemmen. Auch an die Mitreizung von Hemmungsfasern hat man gedacht.

Gehirn.

Das Gehirn, das unter allen Wirbeltieren nur dem Lanzettfisch (Amphioxus lanceolatus) fehlt, teilt man zweckmäßig ein in die Großhirnlappen, das Mittelhirn, das Stammhirn und das Kleinhirn. Die rechtseitige und die linkseitige Hirnhälfte sind durch den Balken (Corpus callosum) mit einander verbunden (weiße Kommissur- und Querfasern des Balkens).

Fig. 88.



Horizontalschnitt durch das Gehirn nach Meynert.

Das Gehirn der Säugetiere (Fig. 88 stellt einen Horizontaldurchschnitt durch das Hirn der Fledermaus vor) ist folgendermaßen gebaut. Die Großhirnlappen (F Stirn-, O Hinterhautlappen; Scheitel- und Schläfenlappen sind in der Figur nicht zu sehen) enthalten unmittelbar unter ihrer Oberfläche eine bei den verschiedenen Säugern mehr oder weniger dicke Schicht von charakteristischen, großen pyramidenförmigen Nervenzellen, die sog. graue Hirnrinde; die des erwachsenen Menschen enthält nach Thompson über 9 Millionen (funktionierende) Zellen. Von der Rinde strahlt fächerartig in einer nach dem Stammhirn

konvergenten Richtung eine Schicht weißer Fasern, der Stabkranz oder Corona radiata PP_1 (vergl. auch Fig. 87, S. 475), aus, welche die Verbindung zwischen dem Rindengrau und dem zentralen Höhlengrau, der grauen Substanz bildet, die im Gehirn die Fortsetzung der um den Zentralkanal gelegenen grauen Substanz des Rückenmarks vorstellt. Das Mittelhirn besteht aus den sog. Stammganglien: Streifenhügel Cs (corpus striatum), Sehhügel Th (thalamus opticus) und Vierhügel (corp. quadrigemina [Fig. 87]), das Stammhirn aus den Großhirnstielen und dem Pons Varoli P_3, welch letzterer in die in der Figur nicht mehr dargestellte Medulla oblongata übergeht. Das Kleinhirn, das ähnlich wie das Großhirn eine graue Rindenschicht und eine zentrale graue Masse (nucleus dentatus) besitzt, steht durch die Brückenarme (auch mittlere Kleinhirnstiele genannt) mit dem Stammhirn, durch die corp. restiformia (untere Kleinhirnstiele) mit dem verlängerten Mark und durch die Vierhügelschenkel oder Bindearme (brachia conjunctiva; obere Kleinhirnstiele) mit dem Mittelhirn in Verbindung.

Funktionen des Großhirns. Je höher entwickelt ein Tier in Bezug auf seine intellektuellen Fähigkeiten ist, um so verhältnismäßig leichter ist sein Rückenmark und um so relativ schwerer sein Gehirn. Der Gehirnteil, der hierbei vorzugsweise in Betracht kommt, sind die Hemisphären des Großhirns. Die vergleichende Anatomie zeigt uns eine annähernde Proportionalität zwischen dem Ausbildungsgrade der Großhirnlappen und dem Grade der vorhandenen geistigen Fähigkeiten. Von den Fischen, deren Großhirn am wenigsten entwickelt ist, läßt sich durch die Zwischenstufen, die von den Amphibien und Vögeln repräsentiert werden, die weitere Entwickelung bis hinauf zum Großhirn der Säugetiere verfolgen, und unter diesen besitzt der Mensch das höchst entwickelte Großhirn, das fast $^7/_8$ des gesamten Hirngewichtes beträgt. Während bei Fischen, Amphibien und Reptilien die einzelnen Hirnteile in einer Ebene mit dem Rückenmark und hinter einander angeordnet erscheinen, beginnt bei den Vögeln schon eine räumliche Ueberordnung des Gehirns gegen das Rückenmark und des Großhirns gegen die anderen Hirnteile. Je weiter man dann bei den Wirbeltieren aufwärts steigt, um so mehr überragen auch räumlich die Großhirnlappen die niederen Hirnteile, aber allein beim Menschen überdecken sie, von oben gesehen, diese vollständig. Als Maßstab der Entwickelung des Großhirnes kommt außerdem das relative Gewicht, d. i. das Verhältnis des Hirngewichtes zum Gesamtkörper[1].

1) Das Verhältnis des Hirngewichtes zum Körpergewicht ist (im abgerundeten Mittel) beim

Wal	1 : 10600	Schaf . . .	1 : 350
Hecht	1 : 1300	Hund . . .	1 : 170
Rind	1 : 800	Taube . . .	1 : 100
Pferd	1 : 700	Affe . . .	1 : 55—75
Elephant . . .	1 : 560	Mensch . . .	1 : 35—45

Das Gewicht des Gehirns = 100 gesetzt, beträgt dasjenige des Rückenmarks

ferner die Zahl und Tiefe der Hirnwindungen, sowie die Dicke der grauen Substanz der Hirnrinde in Betracht. Störungen des Hirnwachstums während des Embryonallebens, infolge deren die Hirnlappen unentwickelt bleiben, lassen die geistigen Fähigkeiten des Menschen auf niedriger, fast tierischer Stufe stehen bleiben (Mikrocephalie). Aus alledem ergibt sich schon der allgemeine Schluß, daß das Großhirn als das Organ der höheren Seelentätigkeiten anzusehen ist.

Zu demselben Ergebnisse haben die Versuche von Magendie, Flourens, Longet u. a. geführt. Abtragung der Großhirnlappen, eine Operation, die insbesondere von Vögeln gut vertragen wird, erzeugt einen Zustand vollständiger Passivität, bei dem ohne äußeren Antrieb keine Bewegung ausgeführt wird. Enthirnte Tauben sitzen meist regungslos da, nur auf dem Wege des Reflexes, also auf sensible Erregung, finden Bewegungen statt: von selbst fressen sie nicht, sie sterben vor der gefüllten Schüssel den Hungertod. Steckt man ihnen aber Körner in den Schnabel, so verschlucken sie sie; stößt man sie, so laufen sie ein Stück Weges, wirft man sie in die Luft, so schützen sie sich durch Flugbewegungen vor dem Herabfallen u. s. w. Die höheren Sinnesempfindungen zeigen keine Reaktion selbst auf intensive Erregung. Man kann enthirnten Vögeln Feuer vor die Augen, Terpentindämpfe vor die Nase bringen, eine Pistole vor ihren Ohren abschießen, ohne daß auf diese heftigen Sinneseindrücke eine Reaktion erfolgt. Es sind somit durch Exstirpation der Großhirnlappen die aktive Ortsbewegung und die spontane Nahrungsaufnahme aufgehoben; ferner haben das Hören, Sehen, Fühlen, Riechen und Schmecken jedenfalls sehr ausgedehnte Schädigung erfahren, wenn sie nicht ganz in Fortfall gekommen sind. Aehnliche Ergebnisse hat Goltz gemacht, dem es gelungen ist, bei einem Hunde das ganze Großhirn zu entfernen und ihn lange Zeit am Leben zu erhalten. Die Intelligenz war erheblich herabgesetzt, was übrigens schon nach beiderseitiger Exstirpation des Vorderhirns eintreten soll. Ferner zeigten Gesicht, Geruch, aber auch Gehör erhebliche Beeinträchtigung. Es fehlte die spontane Nahrungsaufnahme und die aktive Ortsbewegung. Was ihn von niederen Tieren mit ähnlichem Defekt unterschied, war die Störung in der Lokomotion und der Sensibilität der Extremitäten. Er hielt sich nur schwer im Gleichgewicht; mit Gewalt angetrieben, konnte er noch gehen, aber auch das geschah ungeschickt, insbesondere auf schwierigem Terrain (Lattenleiter). Auf Mißhandlung reagierte er mit Knurren und Bellen. Die Nahrung mußte ihm ins Maul gesteckt werden. Vor der Fütterung war er unruhig, gesättigt schlief er ein. Ueberhaupt wechselte bei ihm regelmäßig Schlafen

---

beim Menschen $2-2\frac{1}{2}$, Affe 6, Hund 23, Pferd 41, Kuh 47, Kaninchen 46, Ratte 36, Vögel 33, Frosch 50, Fische 100.

Das absolute Hirngewicht beträgt nach Bischoff im Mittel beim Mann 1358, beim Weib 1235 g, Differenz 123 g.

und Wachen. Auch Menschen hat man beobachten können, denen infolge von Entwicklungsstörung das Großhirn beiderseitig, zwar nicht anatomisch, aber doch funktionell so gut wie fehlte. Sie starben meist im jugendlichen Alter und glichen in ihrem ganzen Verhalten dem großhirnlosen Hunde. Monakow hat von einem solchen Patienten berichtet, der im Alter von 29 Jahren starb. Es bestand vollständige Idiotie. Er konnte kein Wort sprechen, nur gelegentlich, wenn er zornig war, stieß er unartikulierte Laute aus. Er war völlig blind; stark herabgesetzt, aber nicht völlig aufgehoben war das Gehör. Die Extremitäten waren gelähmt, atrophisch und cyanotisch. Regungen von Eßlust wurden durch Gebrüll kundgegeben. Verdauung, Atmung, Herztätigkeit waren nicht gestört. Stuhlentleerung erfolgte regelmäßig, doch ließ der Patient Kot und Urin unter sich.

Flourens und Longet waren auf Grund ihrer Tierversuche der Meinung, daß das materielle Substrat für diese einzelnen Funktionen nicht in verschiedenen Bezirken der Hirnlappen, anatomisch wohl begrenzt und getrennt, vorhanden ist, mit anderen Worten, daß die einzelnen Sinnesempfindungen, sowie die materiellen Vorgänge, die dem Willen entsprechen, nicht in verschiedenen Teilen des Großhirns lokalisiert sind, vielmehr dem Großhirn in toto diese Fähigkeiten zukämen und alle gewissermaßen an jeder Stelle des Großhirns anzutreffen seien, sodaß demnach jeder zurückgelassene Teil die Funktionen der ausgerotteten Hirnteile übernehmen könne. Diese Anschauung von der funktionellen Gleichwertigkeit der verschiedenen Teile des Großhirns hat sich bis vor 40 Jahren fast allgemeiner Geltung erfreut.

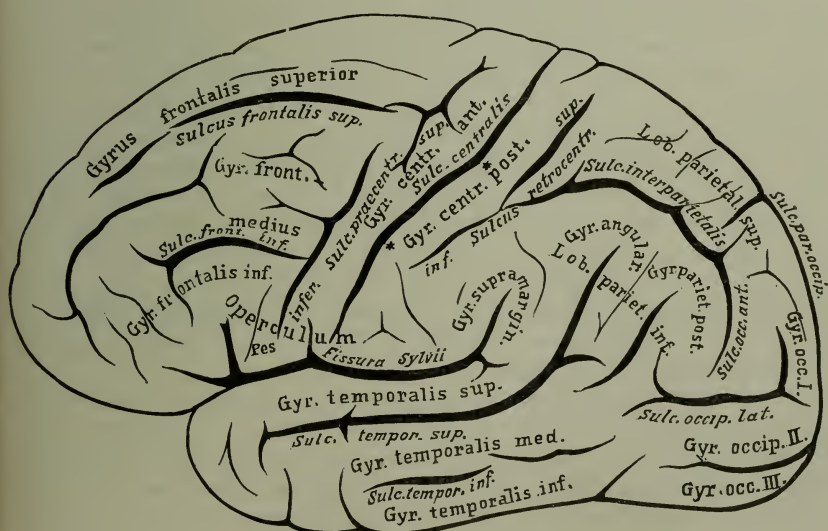
Nach dem Vorgange von Gall (1809) hat Broca (1861) die schon durch Sektionsbefunde Bouillaud's (1825—48) gestützte, bedeutsame Erfahrung betont, daß bei pathologischen Veränderungen der im Grunde der Sylvi'schen Furche (Fig. 89, S. 481) liegenden 3. unteren Stirnwindung, in der Gegend des Operculum (Gyrus frontalis inf., tempor. sup.) beim Menschen Sprachstörungen auftreten, und zwar entweder infolge des Unvermögens, die zum Sprechen erforderlichen koordinierten Bewegungen auszuführen, sog. ataktische Aphasie, oder infolge von Störungen des Gedächtnisses, die sog. amnestische Aphasie, die Unfähigkeit, für eine Reihe von Objekten die richtigen Wortsymbole zu finden (S. 485, Fig. 91, das mit Sermo [Sprache] bezeichnete Rindenfeld). Dieser erste Fund der Lokalisation einer bestimmten Funktion an einer bestimmten Stelle des Großhirns ist seitdem durch zahlreiche ähnliche Fälle auf das Ueberzeugendste bestätigt worden.

Die neueren eingehenden Beobachtungen am Krankenbette haben gezeigt, daß die Erscheinungen der Aphasie viel komplizierter sind als man angenommen, und als die obige Unterscheidung vermuten läßt. Man unterscheidet heute die motorische und sensorische Aphasie. Bei der ersteren in ihrer einfachsten Form ist das willkürliche Sprechen, das Nachsprechen und das laute Lesen aufgehoben; dagegen ist das Schreiben, das Verständnis der Schrift und des

Wortes erhalten. Als Ursache dieser Störung erweist sich eine subkortikale Läsion im hinteren Drittel der Stirnwindung. Ist aber die Rinde (Broca'sche Windung) mitverletzt, dann treten andere Störungen auf: außer dem Sprachvermögen ist auch das spontane Schreibvermögen verloren. Bei stärkerer Schädigung ist auch das Diktatschreiben geschädigt und das Verständnis des geschriebenen und gedruckten Wortes erschwert. Hierher gehört auch die Alexie oder Wortblindheit. Der Kranke kann die geschriebenen oder gedruckten Buchstaben nicht mehr erkennen oder die Wörter daraus zusammensetzen. Bei der sensorischen Aphasie Wernicke's erweist sich die obere Schläfenwindung als die verletzte Stelle. Hierbei kann der Kranke lesen, schreiben, sprechen, aber er versteht das gesprochene Wort nicht, der Klang in seiner Bedeutung ist ihm verloren; doch hört er jeden Ton, jedes Geräusch. Gewöhnlich gesellen sich hierzu noch andere Störungen: Neigung zu Wortverdrehungen und im Kauderwelsch zu reden (Paraphasie). Nach aphatischen Störungen ist Restitution möglich, indem die rechte Hemisphäre zum Teil eintritt, zum Teil sich neue Assoziationsbahnen zwischen den verschiedenen Zentren bilden, die zur Hervorbringung selbst einer einfachen Vorstellung zusammenwirken [z. B. die Vorstellung „Rose" setzt sich aus einer optischen (Gesichtsbild), taktilen (Berührungsempfindung), Geruchs-, akustischen (Wortklang), motorischen (Vorstellung der erforderlichen Sprachbewegungen) Teilvorstellung zusammen].

Später fanden Fritsch und Hitzig (1870) mittels schwacher elektrischer Reizung der Hirnoberfläche beim Hunde, daß bei Erregung genau umschriebener Stellen an der Konvexität der Hirnoberfläche im Bereiche der Scheitellappen sich gewisse Muskelgruppen der entgegengesetzten (kontralateralen) Körperhälfte kon-

Fig. 89.



Seitenansicht des Großhirns vom Menschen nach Ecker und Edinger.

trahieren, und daß zu bestimmten Reizbezirken bestimmte, bei jedem Versuche die gleichen Muskelgruppen gehören. Diese erregbaren motorischen Bezirke der Hirnrinde liegen im vorderen Teile des Scheitellappens (Fig. 90, S. 484, im Bereiche von D und H). Von einer am meisten nach vorn gelegenen Stelle können die Nackenmuskeln der anderen Seite in Erregung versetzt werden, ein wenig mehr nach hinten und nach außen liegt ein Punkt für die Extensoren und Abduktoren der Vorderbeine, gleich darunter ein Punkt für die Beugung und Rotation der Vorderbeine. Um das obere Knie der Zentralfurche (Sulcus centralis) herum finden sich erregbare Stellen für die Bewegung der Hinterbeine, um die Sylvi'sche Grube herum liegen Reizpunkte für die vom Facialis versorgten Muskeln und für die Augenmuskeln, weiter nach außen ein Herd für die untere Hälfte des Facialis und den Trigeminus (Kieferschließung und -Oeffnung, Retraktion der Mundwinkel und der Zunge, Ohrbewegung). Bei Rindenreizung treten die entsprechenden Muskelzuckungen nach einer Latenz von $^1/_{15}$ Sekunde auf (François-Franck). Neuerdings hat Sherrington die wichtige Tatsache festgestellt, daß, wenn vom Hirn aus ein motorisches Rindenfeld erregt wird, z. B. das für die Extensoren des Vorderarmes, zugleich auf das antagonistische Rindenfeld, hier das für die Flexoren des Vorderarmes, eine Art Hemmungswirkung erfolgt, sodaß die Flexoren erschlaffen.

Weiter fand Ferrier vor der Rindenstelle, die zu den Gesichtsmuskeln in Beziehung steht, einen Punkt, von dem aus Kaubewegungen eingeleitet werden können. Aehnlich wie beim Hunde sind die motorischen Rindenstellen auch beim Affen und bei der Katze gelegen. Neuerdings haben Horsley und Beevor (1890) mit Hülfe der elektrischen Reizmethode beim Affen motorische Rindenstellen für die einzelnen Finger (Daumen, Zeigefinger) und Zehen, ferner für Hand, Fuß, Vorder- und Oberarm, Schulter, Hüfte und Knie feststellen können. Ebenso sind beim Schaf und endlich beim Kaninchen motorische Rindenpunkte ermittelt worden. Je weiter abwärts man in der Tierreihe herabsteigt, desto mehr nimmt die Zahl der aufgefundenen Rindenstellen ab, und desto weniger gesonderte Bewegungen lassen sich von der Rinde auslösen. Uebrigens sind die elektrisch reizbaren Stellen auch mechanisch oder chemisch (Luciani u. a.) erregbar. — Beim Neugeborenen sind nach Soltmann die Rindenzentren noch äußerst unvollkommen entwickelt: erst vom 10. Tage ab sind erregbare Stellen für Einzelbewegungen nachweisbar (Bechterew).

Auch bei Anthropoiden hat man neuerdings (Bevoor und Horsley, Sherrington und Grünbaum) Reizversuche angestellt. Auch diese haben einen Fortschritt in der Entwicklung der Rindenfelder gezeigt, insofern als gegenüber den niedrigeren Affen (Macacus) mannigfachere und spezialisierte Bewegungen sich auslösen ließen. Hierbei zeigte sich ferner, daß die motorischen Felder mehr nach der vorderen Zentralwindung und dem unteren Teil der hinteren rücken. Das Gleiche haben auch Reizungsversuche am Menschen ergeben, die

man zu diagnostischen Zwecken angestellt hat (F. Krause). Man hat die Frage aufgeworfen, ob bei der elektrischen Reizung der Rinde diese überhaupt gereizt würde und nicht vielmehr die darunter liegenden Teile. Für das erstere spricht, daß zur Erregung der tieferen Teile stärkere Ströme nötig sind als für die Rinde; daß man durch Gifte (Kokaïn, Chloralhydrat) die Reizung der Rinde, aber nicht die der darunter liegenden Teile unwirksam machen kann, daß die Latenzzeit der Muskelbewegungen von der Rinde größer ist als vom Centrum semiovale (die Differenz kann nicht durch Latenzzeit der Strecke von der Rinde zum Centrum semiovale erklärt werden). Diesem Einwande entgeht man übrigens durch Anwendung der unipolaren Reizung. Hierbei wird eine punktförmige Elektrode der Hirnrinde aufgesetzt, eine andere sehr große an irgend einer Stelle des Körpers. Jetzt erlangt erst unmittelbar unter der punktförmigen Elektrode der Strom eine zur Reizung ausreichende Dichte (S. 435). Grade hiermit kann man am genauesten Felder für einzelne Bewegungen bestimmen.

Reizt man ein motorisches Feld mit starken tetanisierenden Strömen, so treten epileptiforme Krämpfe auf zunächst im Bereich der Muskeln der gereizten Stellen, dann der benachbarten, schließlich der ganzen Körpermuskulatur, „Rindenepilepsie“. Dem ersten Anfall kann spontan ein zweiter folgen. Auch beim Menschen sind solche Fälle kortikaler (Jackson'scher) Epilepsie beobachtet worden (infolge von Tumoren u. a.); sie unterscheiden sich von der gewöhnlichen Epilepsie dadurch, daß bei ihnen das Bewußtsein zum Teil erhalten ist.

Entfernt man den Rindenbezirk für die Bewegung des Vorderbeins, so zeigt das Tier an der gegenseitigen Vorderextremität eine Reihe von Bewegungsstörungen: es setzt dies Bein beim Laufen ungeschickt auf, es stößt mit demselben schon an geringfügige Hindernisse an; beim Stehen und Sitzen gleitet das betreffende Bein leicht aus, es wird mit der Dorsal- statt mit der Volarseite aufgesetzt, die Tiere treten, auf den Tisch gestellt, mit dem resp. Vorderbein leicht über den Tischrand ins Leere u. s. f. Nach Tagen bis Wochen, zuweilen nach Monaten, verlieren sich die Bewegungsstörungen.

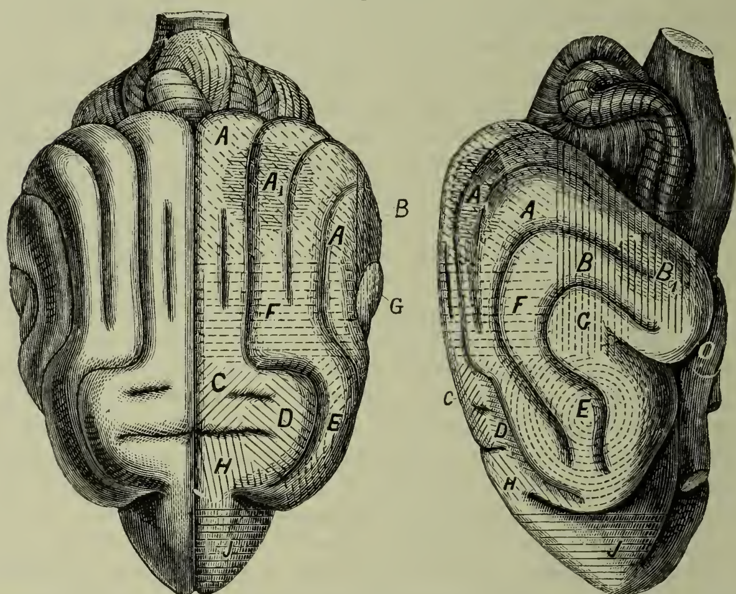
Sensorielle und sensible Rindenbezirke. Hitzig hatte beim Hunde gefunden, daß Exstirpation im Bereich der Hirnrinde des Hinterlappens, und zwar in dessen mehr nach vorn gelegenem Teile, Blindheit des gegenüberliegenden Auges hervorruft. Ausgedehnte Versuchsreihen sind weiter von Ferrier und namentlich von H. Munk durchgeführt worden.

Beim Hunde und Affen ist die sog. Sehsphäre (Fig. 90, A) oder das psycho-optische Zentrum (Visus) in der Konvexität des Hinterhauptlappens gelegen. Ist der mit A bezeichnete Rindenbezirk beiderseits in möglichster Ausdehnung zerstört, so erscheinen die Gesichtswahrnehmungen und -Vorstellungen vollständig erloschen, der Hund benimmt sich wie ein vollkommen blinder, „Rindenblindheit“. Freiwillig bewegt er sich nicht von der Stelle; treibt man ihn zu Bewegungen an, so sieht man ihn an jedes Hindernis anstoßen. Die näheren Beziehungen jeder dieser Hirnpartien zu den peripherischen Endapparaten der Sehnerven, zu den Netzhäuten, sollen bei der Lehre vom Gesichtsinn erörtert werden.

In der Rinde des Schläfenlappens liegt beim Hunde die

Hörsphäre (Fig. 90, B) oder das psycho-akustische Zentrum (Auditus). Wird bei einem Hund der Temporallapen auf einer Seite entfernt, so ist das Tier auf der gekreuzten Seite taub. Nach beiderseitiger vollständiger Exstirpation dieser Rindenfelder benehmen sich die Hunde wie vollständig taube, sodaß sie auf kein Geräusch mehr die Ohren spitzen, „Rindentaubheit“. Auch beim Menschen stehen die Temporallappen und zwar die beiden Querwindungen in sehr naher Beziehung zum Gehörnerven. Der N. cochlearis verläuft nämlich zum hinteren Vierhügel, dieser ist innig verbunden mit dem Corpus geniculatum int., und dieser steht aus-

Fig. 90.



Großhirnrinde des Hundes nach H. Munk. A Sehsphäre. B Hörsphäre. C—J Fühlsphäre. O Riechsphäre.

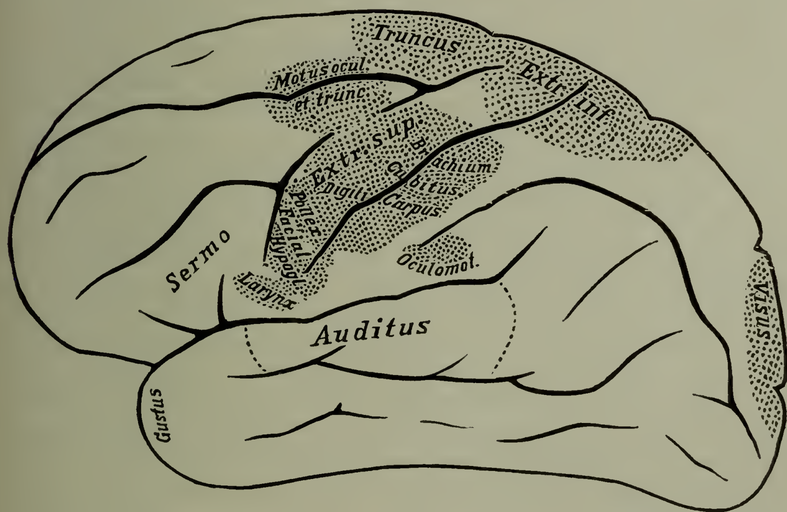
schließlich in Verbindung mit Querwindungen des Schläfenlappens, sodaß diese als Endstätten der Gehörnerven anzusehen sind (Flechsig).

Der Scheitellappen des Hundes, die seit Fritsch und Hitzig als motorische Sphäre bezeichnete Partie der Großhirnkonvenxität (S. 481), nach deren Entfernung schon Schiff eine Herabsetzung der Hautsensibilität beobachtet hatte, wird von H. Munk als die Fühlsphäre angesprochen, und zwar seien die Beziehungen zwischen diesem Hirnabschnitt und dem Gefühlsinn des Körpers ähnlich oder analog denen zwischen Sehsphäre und Gesichtsinn, Hörsphäre und Gehörsinn.

Nach vorn und medianwärts von der Sehspäre (Fig. 90, A) liegt beim Hunde die Fühlsphäre für das Hinterbein C, zwischen dieser und der

Sehsphäre die Fühlsphäre für das Auge F, zwischen letzterer und der Hörsphäre B, aber etwas mehr nach vorn, ist die Fühlsphäre des Ohrs G, vor der Hinterbeinregion und medianwärts die Fühlsphäre für den Nacken H, weiter auswärts die für das Vorderbein D und noch mehr nach außen und unten die für den Kopf E. Der am meisten nach vorn, in dem Stirnlappen gelegene Bezirk J stellt die Fühlsphäre des Rumpfes vor. Exstirpiert man beim Hunde im Bereiche von G, so findet man eine Herabsetzung der Druckempfindlichkeit des gegenüberliegenden Ohrs. Exstirpiert man im Bereiche von D, so reagiert der Hund auf Druck, Stechen oder Kneifen des Vorderbeins der gegenüberliegenden Seite schwächer als ein gesunder, er läßt dies Bein in unbequeme Stellungen bringen, z. B. nach außen oder auf das Dorsum des Fußes setzen, was ein gesunder Hund nie duldet, und ist ungeschickt, zumal beim Laufen. Exstirpiert man im Bereiche des Rindenfeldes H, so trägt der Hund den Kopf schief nach der Seite der Verletzung geneigt; auf der der Verletzung gegenüberliegenden Seite erscheint die Berührungsempfindlichkeit herabgesetzt. Hat man einem Hunde die Konvexität im Bereiche des Rindenfeldes J z. B. linkerseits fortgenommen, so kann das Tier die Rückenmuskeln der rechten Seite nicht mehr willkürlich bewegen, es dreht sich jedesmal links um; hat die Abtragung des Bereiches J beiderseits stattgefunden, so ist der Rücken des Tieres dauernd katzenbuckelartig gekrümmt.

Fig. 91.



Großhirnrinde des Menschen nach Edinger.

Endlich ist die Riechsphäre nach H. Munk an der unteren Fläche der Hirnhemisphären im Gyrus Hippocampi (Fig. 90, O) gelegen; wird diese Hirnpartie komprimiert oder durch eine Neubildung zerstört, so erscheint das Geruchsvermögen aufgehoben.

Durch zahlreiche Beobachtungen von Rindenerkrankungen am

Menschen erscheint es erwiesen, daß die motorischen und sensorischen Zentren für die verschiedenen Körperteile in ähnlicher Weise lokalisiert sind wie bei Tieren (Hund, Affe), wie dies aus Exner's Zusammenstellung und den seitdem zahlreich erhobenen Befunden von Charcot, Nothnagel u. a. hervorgeht. Fig. 91 bringt die einzelnen Rindenfelder zur Anschauung: sie entspricht sonst genau der Fig. 89 (S. 481). Der Geschmack (gustus) ist beim Menschen nach Bechterew im vorderen unteren Abschnitte der 3. und 4. Urwindung (Gyr. temporalis sup. und med.) lokalisiert.

Das Neugeborene besitzt nur Reflexe und Automatie: die vom Sehhügel peripheriewärts ziehenden Faserbahnen (Fig. 87, S. 475) sind bereits völlig entwickelt (mit Markscheiden umhüllt), während die große Nervenbahn, die von der sog. motorischen Region der Hirnrinde zu den Vorderhörnern des Rückenmarks und aus diesen zur Körpermuskulatur zieht und nachweislich die Innervationserregungen bei den Willenshandlungen der Muskeln zuleitet, die „Pyramidenbahn", bei vielen Tieren noch der Markscheiden entbehrt. Die Umhüllung dieser Faserbahn mit Markscheide erfolgt beim Menschen schon im 9. Fötalmonate. Erst in der 5. Lebenswoche weicht das Neugeborene ziemlich sicher Hindernissen aus. Die sensoriellen und sensiblen Rindenbezirke dienen der einfachen Empfindung, deren auch schon das Neugeborene fähig ist. Aus den sinnlichen Empfindungen baut sich dann weiterhin die sinnliche Anschauung oder Wahrnehmung auf, d. h. die Vorstellung von einem Objekt der Außenwelt, das als Ursache der sinnlichen Empfindung, in Raum und Zeit geordnet, angenommen wird. Werden diese Sinneserregungen häufiger den Rindenzentren zugeführt, so spielen sich daselbst diejenigen materiellen Vorgänge ab, welche einem „Erinnerungsbilde" entsprechen. Aus den Einzelvorstellungen und den Erinnerungsbildern bildet sich die Allgemeinvorstellung, diese gibt die Grundlage für den Begriff. Das begriffliche Denken findet seinen Ausdruck in der Sprache, beides kommt nur dem Menschen zu. Die Empfindungen verschiedener Sinne können einander auslösen, sich assoziieren. Vom zweiten Lebensmonate ab beginnen nach Flechsig markhaltige Faserzüge aufzutreten, welche von den Sinneszentren zahlreich auswachsen und in den Rindenbezirken enden, die zwischen den Seh-, Hör- und Fühlsphären (Fig. 90, 91) übrig bleiben, Zentren, die zu jenen Sphären leitende Verbindungen herstellen und demgemäß ihre Tätigkeit assoziieren, „Assoziationszentren". Wahrscheinlich fügen diese Zentren zu den reinen Sinneseindrücken die Erinnerungsbilder hinzu, die in den Vorstellungen äußerer Objekte stets vorhanden sind. Je zahlreicher solche Erinnerungsbilder angesammelt werden, desto größer wird unsere Erfahrung. Die Summe aller Erinnerungs- und Vorstellungsbilder bildet den Inhalt des Gedächtnisses. Die Großhirnrinde ist im wesentlichen ein Assoziationsorgan, in das an einzelnen Stellen die Sinnesleitungen einstrahlen und von dem wiederum, z. T. aus denselben Stellen, die motorischen Bahnen ihren Ursprung nehmen. Auf diese Weise

kommt die Assoziation von Vorstellungen zustande, die ihrerseits wieder motorische Erregungen auslösen kann, welche uns als willkürliche Handlungen, als Ausfluß des sog. Willens erscheinen.

Trifft diese Auffassung zu, so muß man alle diejenigen materiellen Vorgänge, welche der Intelligenz als dem Inbegriff aller den Sinneswahrnehmungen entstammenden Vorstellungen parallel gehen, in die ganze Großhirnrinde verlegen. Jede Läsion der Großhirnrinde schädigt die Intelligenz und zwar in um so höherem Grade, je ausgedehnter die Verletzung ist.

Mittelhirn. Was die Funktionen der Stammganglien des Hirns: Streifenhügel (Schweif- und Linsenkern), Sehhügel und Vierhügel anlangt, so geht aus den Erfahrungen, die man an Tieren, deren Großhirnlappen abgetragen worden sind, gemacht hat (S. 479), hervor, daß einmal die Zentren für die koordinierten Bewegungen im Mittelhirn gelegen sind, und daß diese auch noch nach Entfernung des Großhirns durch sensible Reizung reflektorisch in Tätigkeit gesetzt werden können. Enthirnte Tiere erhalten ihr Gleichgewicht, laufen resp. fliegen, wenn sie gestoßen werden; während nach Entfernung auch des Mittelhirns diese koordinierten Bewegungen nicht mehr erhalten sind und nur einfache Reflexbewegungen, wie am Rückenmark, ausgelöst werden können. Nach einseitiger Zerstörung des Streifenhügels haben Nothnagel und Meynert Lähmung der gegenüberliegenden Körperhälfte beobachtet. Nach Läsionen des Streifenhügels haben Ott sowie Aronson und Sachs die Eigenwärme ansteigen sehen, und zwar nimmt, wie die Steigerung der CO_2-Ausscheidung und O_2-Aufnahme sowie der Harnstoffausfuhr lehrt, die Wärmeproduktion zu: danach scheint der Streifenhügel ein thermisches Zentrum zu enthalten.

Die Vierhügel bilden das Reflexzentrum für eine sehr wichtige Reflexbewegung, nämlich die Verengerung der Pupille auf Lichtreiz, „Pupillarreflex". Jedesmal, wenn intensives Licht in das Auge fällt, wird der N. opticus erregt, und diese Erregung läuft zu den vorderen Vierhügeln und den lateralen Kniehöckern (Corpus geniculatum ext.), wo die Neuronen der Optikusfasern in Zellen endigen, deren Dendriten kontaktartig die weiter hinten gelegenen Kerne des M. oculomotorius (3. Hirnnerv) umfassen; von hier, „subkortikales Zentrum", gehen Stabkranzfasern zur Großhirnrinde („Sehstrahlung" der Fig. 87, S. 475), wo sie im Hinterhauptlappen enden. Vom Oculomotoriuskern wird die Erregung auf die Fasern übertragen, welche im Auge die kurze, zum Ciliarganglion gehende Wurzel bilden; diese Fasern splittern sich zu Endbäumchen auf, die die Nervenzellen des Gangl. ciliare umspinnen; von diesen sympathischen Ganglienzellen (Apolant) gelangen die Neuriten in den Nn. ciliares breves zu den glatten Fasern des M. circularis iridis (sphincter pupillae); infolge davon verengt sich die Pupille. Nach Zerstörung der Vierhügel bleibt die reflektorische Pupillenverengerung aus. Erfolgt die Zerstörung der Vierhügel nur auf einer Seite, so bleibt diese Reflexbewegung nur am Auge der

andern Seite aus. Eine Gesichtswahrnehmung kommt in diesem subkortikalen Zentrum der Vierhügel wohl kaum zustande, sondern nur in der Sehsphäre des Großhirns (S. 483). In der vorderen äußeren Partie der Vierhügel ist das Koordinationzentrum für die Augenmuskeln gelegen. Endlich ist im hinteren Vierhügelpaare ein Hemmungzentrum für das Atemzentrum der Med. obl. (S. 469, 511) nachgewiesen.

Zwangsbewegungen. Fast bei allen einseitigen Verletzungen des Mittel- und Stammhirns, sei es eines Streifenhügels oder eines Sehhügels oder eines Vierhügels oder eines Großhirnstiels oder der Brücke oder endlich einer Seitenhälfte des verlängerten Markes beobachtet man sog. Zwangsbewegungen. Bald treten unwillkürlich, scheinbar zwangsmäßig, anhaltende bis zur Erschöpfung sich fortsetzende eigentümliche Bewegungen der Rumpf- und Extremitätenmuskeln ein, bald nehmen die willkürlich intendierten Ortsbewegungen diese eigentümlichen Formen an. Entweder wälzen sich die verletzten Tiere kontinuierlich um ihre Längsachse nach der Seite der Verletzung: Rollbewegung, oder sie laufen in kleinen Kreisen nach rechts oder links herum, zumeist nach der der Verletzung entgegengesetzten Seite: Reitbahnbewegung (Manegegang), oder sie bewegen ihren Vorderkörper im Kreise bald nach rechts bald nach links um die Hinterbeine als feststehenden Mittelpunkt: Zeigerbewegung, oder die Tiere überschlagen sich bald vorwärts, bald rückwärts. Die konvulsivischen Zusammenziehungen betreffen bald die Muskeln der gleichen, bald der entgegengesetzten Körperhälfte. Bei Verletzung eines Großhirnstiels oder eines Sehhügels tritt am häufigsten Reitbahnbewegung, nach Durchschneidung des Großhirnstiels dicht an der Brücke oder des Sehhügels Zeigerbewegung, nach Verletzung einer Seitenhälfte der Brücke oder des verlängerten Marks oder eines mittleren Kleinhirnstiels Rollbewegung um die Längsachse ein. Bemerkenswert ist endlich, daß einseitige Verletzung eines mittleren Kleinhirnstiels (crus cerebelli ad pontem) noch eine eigentümliche Abweichung in der Stellung beider Augen erzeugt (die sog. Magendie'sche Augenstellung), und zwar steht auf der verletzten Seite das Auge nach vorn und unten, während es auf der anderen Seite nach hinten und oben fixiert wird. Nach Steiner liegt die Ursache der Zwangsbewegungen in dem Ausfall der zentralen, direkten oder reflektorischen (motorischen) Innervation der einen Seite, der infolge der bilateral-symmetrischen Anlage des Wirbeltierkörpers die normalen gradlinigen Bewegungen in krummlinige umwandeln muß.

Kleinhirn. Den Zwangsbewegungen ähnliche Bewegungsstörungen treten auch nach Verletzungen des Kleinhirns auf. Werden oberflächliche Schichten des Kleinhirns verletzt oder exstirpiert, so erfolgen die vom Tier intendierten Bewegungen unregelmäßig und schwächer als zuvor, und zwar treten nach Verletzung einer Seitenhälfte des Kleinhirns Bewegungsstörungen in

beiden Körperhälften auf. Flourens hat daraufhin dem Kleinhirn Beziehungen zur Koordination der Bewegungen zugeschrieben. Nach Luciani, der Hunde und Affen nach fast gänzlicher Abtragung des Kleinhirns $1^3/_4$ Jahre lang am Leben erhielt und nur etwas unbeholfene Bewegungen bei der Lokomotion und eine allgemeine Muskelschwäche sah, stellt das Kleinhirn mit seinen Anhängen ein relativ selbständiges, vom Cerebrospinalsystem verschiedenes System dar. Jede Hälfte hat einen bilateralen Einfluß, vorzugsweise aber einen direkten, und zwar wahrscheinlich auf alle willkürlichen Muskeln, vorwiegend aber auf die der unteren resp. hinteren Gliedmaßen und auf die Strecker der Wirbelsäule, also auf diejenigen Teile, die für das Stehen und Gehen wesentlich sind, daher Läsion des Kleinhirns die Fähigkeit des Stehens und Gehens beeinträchtigt oder aufhebt, „Astasie", „Abasie". Nach Lewandowsky erweist sich hauptsächlich der Muskelsinn durch Kleinhirnabtragung beträchtlich gestört, daraus resultieren die unbeholfenen „ataktischen" Bewegungen, weil die Fähigkeit, die Bewegungen abzustufen und die einzelnen oder synergisch wirkenden Muskelgruppen in richtiger Reihenfolge, Schnelligkeit und Stärke wirken zu lassen, beeinträchtigt ist. Das Kleinhirn vermittelt die koordinierte und kompensatorische Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts und enthält Reflexzentren für die Erhaltung des Gleichgewichts; hierfür scheinen die „direkten Kleinhirnseitenstrangbahnen" (S. 476) von Bedeutung. In pathologischen Fällen von Mangel oder krankhaften Störungen des Kleinhirns hat man mangelnde Sicherheit der Ortsbewegungen, „cerebellare Ataxie": zickzackförmigen taumelnden Gang gleich dem eines Betrunkenen, Schwindelgefühle und Neigung zum Fallen, insbesondere vor- oder rückwärts, beim Menschen auch die Neigung bezw. einen Zwang zum Rückwärtsgehen oder die Vorstellung des Versinkens in die Tiefe beobachtet; weder schienen die geistigen Fähigkeiten noch die Sinneswahrnehmungen beeinträchtigt.

Vom Großhirn zieht zum Kleinhirn einmal die sog. Großhirn-Kleinhirn-Brückenbahn (Fig. 87, S. 475), Fasersysteme, die von der Rinde des Stirn-, Scheitel-, Hinterhaupt- und Schläfenlappens durch den vorderen und hinteren Schenkel der inneren Linsenkapsel und den Großhirnstiel zu den Kernen der Brücke (nuclei pontis Varoli) verlaufen, hier die Mittellinie überschreitend in den Brückenarm (S. 478) der anderen Seite und weiter zur Kleinhirnrinde gelangen. Eine zweite Verbindung stellt die sog. Kleinhirn-Großhirnbahn vor, die (in Fig. 87 als ein Teil des „sensorischen Systems") aus dem Nucleus dentatus des Kleinhirns entspringend durch den Bindearm oder Vierhügelschenkel unter Ueberschreitung der Mittellinie (Bindearmkreuzung) zu einem grauen Kern (nucleus ruber) der gekreuzten Seite zieht und von dort aus teils zum Streifenhügel, teils zur Rinde des Scheitellappens verläuft, woselbst sie endigt.

Die Großhirnstiele (pedunculi cerebri) und die Brücke (pons Varoli) enthalten hauptsächlich Leitungsbahnen für die Fasern (Pyramidenbahn), welche die willkürliche Erregung zu den Vorder-

hornzellen tragen, daher ihre halbseitige Durchschneidung infolge Ausfalls eines Teils der Körpermuskeln zu Zwangsbewegungen führt. Ebenso treten durch sie die Fasern hindurch, welche die sensible Erregung von der Peripherie durch das Rückenmark zum Hirn tragen. Und zwar enthält nach Meynert der an der Hirnbasis gelegene Teil, der sog. Hirnschenkelfuß die gesamten motorischen, der vor und um den Aquaeductus Sylvii dorsal gelegene, die sog. Haube die sensiblen Bahnen für den gesamten Körper (ausschließlich des Seh- und Riechnerven).

Nach alledem ergibt sich über den Verlauf der Leitungsbahnen im Gehirn (vergl. Fig. 87, S. 475) Folgendes: Die motorischen Leitungsbahnen, die Pyramidenbahnen, verlaufen nach ihrer Kreuzung im verlängerten Mark ausschließlich auf der gekreuzten Seite durch die Brücke, den Großhirnschenkelfuß, weiter durch den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, die den Linsenkern (nucleus lentiformis) des Streifenhügels umschließt, durch den Stabkranz (Fig. 88, P_1, S. 477) und enden in den Rindenzentren im Bereiche des Scheitellappens. Auf diesem ganzen Verlaufe gehen sie nach Flechsig keine Verbindung mit irgend welchen Ganglien, weder mit denen der Brücke noch mit denen des Streifen- oder Sehhügels, ein. Höchst wahrscheinlich schließen sich den Pyramidenbahnen auch die aus den Kernen der N. facialis und hypoglossus von der Med. oblong. aufwärts steigenden Fasern an und enden auch in der Hirnrinde des Scheitellappens. Von den sensiblen Bahnen der Med. oblong. zieht der Hauptteil ebenfalls durch die Brücke, hier die Schleifenkreuzung und gemeinsam mit den bereits im Rückenmark gekreuzten Fasern die Schleife bildend (S. 476) weiter auf der gekreuzten Seite durch die Haube des Großhirnstiels, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel und den Stabkranz und endet ebenfalls in der Rinde des Scheitellappens (Fühlsphäre). Da sowohl die motorischen als auch die sensiblen Bahnen sämtlich durch die innere Linsenkapsel ziehen, haben schon geringe Verletzungen der Kapsel schwere motorische und sensible Störungen zur Folge. Daneben bestehen Bahnen zum Kleinhirn (Kleinhirnseitenstrangbahnen, S. 476).

Funktionen des Gehirns der Frösche. Das Froschhirn besteht aus den beiden länglich-ovalen Vorderhirnlappen, die vorn in die keulenförmigen Riechkolben, die Bulbi olfactorii, übergehen; hinten setzen sich zwei große kuglige Körper an, die das Mittelhirn vorstellen. In dem Raum, den die nach hinten divergierenden medialen Ränder des Vorderhirns mit den vorderen und medialen Rändern des Mittelhirns bilden, liegen zwei kleine pyramidale Körper, mit der Spitze nach vorn und durch eine Kommissur verbunden, das Zwischenhirn. An das Mittelhirn schließt sich das verlängerte Mark mit einer großen Rautengrube (4. Ventrikel) an. Den kurzen Abschnitt des verlängerten Marks von dessen Anfang bis zur Rautengrube bezeichnet man als Hinterhirn. Hat man einem Frosch das Vorderhirn und das Zwischenhirn abgetragen, so beobachtet man dieselben Erscheinungen, wie bei enthirnten Vögeln (S. 479): jede willkürliche Bewegung ist erloschen und ebenso jede bewußte Empfindung.

Daher sitzt ein so operierter Frosch Stunden, ja Tage lang ruhig da, ohne eine selbständige Bewegung zu machen. Sobald er aber berührt oder anderweitig gereizt wird, macht er coordinierte Bewegungen, er springt wie ein normaler Frosch, bleibt aber alsdann wieder ruhig hocken, bis ein neuer Reiz auf ihn einwirkt. Setzt man ihn auf ein Brett und hebt und senkt man langsam das eine Ende desselben, so sieht man ihn die zur Erhaltung des Gleichgewichtes unter der so veränderten Lage seines Körpers erforderlichen Bewegungen machen; erhebt man das eine Ende des Brettes, so sucht der Frosch den höchsten Punkt zu erreichen, er kriecht bis an den Rand des Brettes hinauf u. s. f. Bei Erhaltung des Mittelhirns reichen also die zu diesem gelangenden sensiblen und sensoriellen Erregungen aus, um die für die Erhaltung des Gleichgewichtes erforderlichen Bewegungen reflektorisch auszulösen. Im Mittelhirn ist nach Blaschko auch das Sehzentrum der Frösche gelegen. Entfernt man noch weitere Teile des Gehirns einschließlich des Mittelhirns, so vermag der Frosch sein Gleichgewicht nicht mehr zu erhalten, er stürzt hinunter, sobald das eine Ende des Brettes, auf dem er sitzt, gehoben oder gesenkt wird. Ist das Vorder- und Zwischenhirn entfernt, so zeigt der Frosch den Paton-Goltz'schen Quakreflex. Jedesmal wenn man einem solchen Frosch die Rückenhaut streicht, erfolgt ein Quakreflex von maschinenartiger Regelmäßigkeit, und zwar sind es die sensiblen Nerven des Rückens und des Rumpfes, deren Dehnung infolge des Streichens den sensiblen Reiz abgibt. Wahrscheinlich ist das Zentrum für den Stimmakt im Hinterhirn gelegen.

Hemmung der Reflexe vom Hirn aus. Für das Studium der Reflexbewegungen benutzt man zweckmäßig den geköpften Frosch (S. 460), weil die Reflextätigkeit des Rückenmarkes am enthirnten Tiere im vollsten Umfange zur Erscheinung kommt. Tiere dagegen, die im Besitze ihres Gehirnes sind, zeigen auf die gleiche Reizung so gut wie gar keine Reflexbewegung, also ist zu schließen, daß die Reflextätigkeit vom Hirn aus gehemmt bezw. unterdrückt werden kann. Unter „Hemmung" versteht man sowohl den Fall, daß eine bestehende Muskelkontraktion aufgehoben, als auch den, daß der Eintritt einer Muskelkontraktion durch das Nervensystem verhindert oder erschwert wird. In der Tat tritt am unversehrten Tiere die Reflextätigkeit erst klar in die Erscheinung, sobald das Gehirn, sei es im Schlafe oder unter Einwirkung betäubender Mittel, sog. Narkotika (Opium, Aether, Chloroform, Alkohol) vorübergehend außer Funktion gesetzt ist. Die Tiere vermögen durch den Willen Reflexbewegungen, z. B. das Blinzeln, bis zu einem gewissen Grade und für kurze Zeit auch automatische Bewegungen, z. B. Atembewegungen, zu unterdrücken; ist der Wille eliminiert, wie beim enthirnten oder narkotisierten oder schlafenden (S. 496) Tiere, so treten Reflexe prompt ein. Man hat sich vorgestellt, daß vom Hirn Reflexhemmungsfasern zu den Ganglienzellen der Vorderhörner heruntergehen; schickt nun der Wille eine Erregung in diese Fasern hinunter, so wird dadurch die Uebertragung der Erregung vom sensiblen Neuron (Fig. 85, s g, S. 447) durch die Kollaterale (c l) zum motorischen Neuron (m g) verhindert, und zwar etwa in der Weise, als

ob diese in entgegengesetzter Richtung einbrechenden Erregungen, die sensible und die vom Willen gesetzte, gewissermaßen durch Interferenz einander aufhöben. Die Vorstellung einer solchen Interferenzwirkung zweier Erregungen erschien um so plausibler, als man fand, daß man z. B. die auf Reizung der Haut eines enthirnten Tieres regelmäßig eintretenden Reflexbewegungen hemmen kann, wenn man gleichzeitig an einer anderen Körperstelle eine intensive sensible Erregung appliziert: so bleiben die Abwehrbewegungen des enthirnten Frosches auf Kneifen des Fußes aus, wenn gleichzeitig am anderen Hinterbeine oder am Vorderbeine eine starke sensible Erregung gesetzt wird, z. B. durch ein Band diese Teile kräftig zusammengeschnürt werden. Hier handelt es sich also um eine zentral, d. h. in der Neuronzelle selbst zu stande kommende Hemmung, bei der das Maß der Arbeitleistung des betreffenden Muskels nach Verworn nicht geändert zu sein braucht, daher auch die Annahme, daß die Hemmungsfasern bis zum Muskel verlaufen, direkt auszuschließen ist.

Die Reflexhemmungen infolge gleichzeitiger Reizung zweier sensibler Nerven lassen sich nach Schlösser in denjenigen Fällen, in welchen jeder von beiden Reizen eine antagonistische Bewegung auslöst, einfach erklären; hier muß notwendigerweise jeder Effekt der Reizung ausbleiben. Hierher gehört wahrscheinlich auch die willkürliche Hemmung des Niesens, des Hustens, des (reflektorischen) Lachens u. a., insofern durch den Willen antagonistische Bewegungen angeregt und dadurch der Erfolg der Reflexbewegungen aufgehoben wird. Es können also Reflexbewegungen auch durch Innervation antagonistischer Zentren gehemmt werden. Uebrigens können zwei im Zentralnervensystem einander kreuzende Erregungen unter Umständen auch eine verstärkte Erregung liefern: Exner's „Bahnung“; eine an und für sich unwirksame „subminimale“ Reizung eines motorischen Rindenfeldes beim Kaninchen wird wirksam, wenn eine, an sich ebenfalls unwirksame, reflektorische Reizung gleichzeitig stattfindet. Bemerkenswert ist endlich die von Heidenhain und Bubnoff ermittelte Tatsache, daß, wenn durch reflektorische Erregung oder starke elektrische Reizung eines motorischen Rindenfeldes (S. 481) anhaltende Kontraktion (Kontraktur) der zugehörigen Muskeln hervorgerufen ist, dann schwache Reizung dieses oder beliebiger anderer Rindenfelder die Kontraktion aufhebt; also bedingt Reizung desselben Rindenfeldes, je nach der Stärke des Reizes, motorische Erregung oder hemmt bezw. beseitigt eine vorhandene Erregung.

Mitbewegung und Mitempfindung. Von den Zentralorganen, insbesondere vom Gehirn, werden die sog. Mitbewegungen und Mitempfindungen vermittelt. Unter Mitbewegungen versteht man Bewegungen, die neben den willkürlich intendierten Bewegungen unwillkürlich eintreten, so die Kontraktionen der Gesichtsmuskeln bei heftiger Anstrengung, die Verengerung der Pupille bei Einwärtsdrehung des Auges (Kontraktion des M. rectus medialis). Diese

Mitbewegungen kommen dadurch zu stande, daß der Wille die intendierte Erregung nicht genügend isolieren kann und daher außer den für die beabsichtigte Bewegung erforderlichen Ganglien (Neuronzellen) gleichzeitig noch benachbarte und mit letzteren im Kontakt stehende Ganglien erregt; es schießt gewissermaßen die Erregung über die intendierte In- und Extensität hinaus. Verbreitet sich umgekehrt eine Empfindung (meist den Gemeingefühlen angehörig, so Schmerz, Schauder, Kitzel) über den Bereich der direkt angegriffenen Stelle hinaus, so die Schmerzhaftigkeit einer ganzen Gesichtshälfte infolge von Zahnschmerz, das Gefühl des Schauderns über die ganze Haut oder das eigentümliche Gefühl in den Zähnen beim Hören schriller Töne (Kratzen auf Glas), so spricht man von Mitempfindung. Auch diese kommt dadurch zu stande, daß die in einer die Empfindung vermittelnden Ganglienzelle des Gehirns anlangende Erregung vermöge ihrer Intensität auf benachbarte, mit jener in kontaktartiger Verbindung stehende Empfindungsapparate sich verbreitet, sodaß außer den direkt affizierten noch weitere Neuronzellen in Mitleidenschaft gezogen werden. Der Vorgang der Mitempfindung ist also ebenfalls ein rein zentraler: man bezeichnet ihn besser als Irradiation der Empfindung.

Reaktionzeit. Eine Vorstellung vom zeitlichen Ablaufe der Prozesse in den Zentralorganen des Nervensystems gewinnt man durch Feststellung der Reaktionzeit, d. h. der Zeit, die von dem Momente verfließt, wo ein Sinneseindruck, z. B. eine Licht-, Schall- oder Gefühlserregung ein Individuum trifft, bis zu dem Momente, wo dasselbe auf die Wahrnehmung jener Erregung mit einer verabredeten Bewegung z. B. der Hand antwortet. Diese Zeit ist für die verschiedenen Sinnesorgane und innerhalb der Sinnesorgane nach der Reizstelle (Netzhautmitte und -Peripherie; Fingerspitze; Armhaut) verschieden. Nach Exner's Zusammenstellung seiner eigenen Versuche, sowie derjenigen von Helmholtz, Donders, v. Vintschgau u. A. beträgt die Reaktionzeit auf einen momentanen Lichtreiz 0·15—0·2 Sek., auf einen Schallreiz 0·12—0·18 Sek., auf einen Tastreiz 0·13—0·18. Diese Zeit setzt sich zusammen (vgl. Fig. 85, S. 445) aus der Leitung der Erregung in den sensiblen oder sensorischen Neuronen, in dem Ablauf der Erregung in den Neuronen der Hirnrinde, der auf psychischer Seite die Empfindung und Wahrnehmung parallel geht, in dem darauf folgenden Impulse der motorischen Hirnneuronen, der Leitung dieses Impulses vom Gehirn zum Rückenmark und mittels Uebetragung auf die entsprechenden motorischen Neuronen bis zu den Muskeln, die das verabredete Signal geben. Ist daher eine dieser Bahnen erheblich länger, so z. B. die der sensiblen Erregung, so verlängert sich auch die der Reaktionzeit: so beträgt sie beim elektrischen Schlag in die Zehen 0·18 Sekunden oder fast $^1/_3$ mehr als bei elektrischer Reizung der Hand. Die Reaktionzeit hängt ferner von der Individualität ab, von der augenblicklichen Stimmung; sie wird kleiner durch die Uebung und mit zunehmender Stärke des Sinneseindruckes und umgekehrt größer durch Ermüdung und durch Alkohol.

Stoffwechsel des Zentralnervensystems. Daß die Ganglienzellen einen im Vergleich zu den Nervenfasern (S. 432) sehr regen Stoffwechsel haben, läßt sich a priori vermuten, weil

die Nervenstämme außerordentlich arm an Gefäßen sind, während die Ganglienzellen reichlich von Blutgefäßen umgeben sind. Der starke Stoffverbrauch bei der Tätigkeit der Nervenzellen führt, wofern die Zufuhr neuen zersetzbaren Stoffes durch das Blut Not leidet und schließlich sistiert, zur „Erschöpfung" der grauen Substanz und, wofern zwar der Vorrat zersetzbaren Stoffes noch ausreicht, aber die bei der Tätigkeit gebildeten Ermüdungsstoffe nicht in dem Maße, als sie sich bilden, vom Blute ausgespült werden, in gleicher Weise wie beim Muskel (S. 365), zur „Ermüdung" der Nervenzellen (S. 449), daher macht die Absperrung der Blutzufuhr zu den Ganglienzellen diese schnell funktionsunfähig, während in den Nervenfasern der deletäre Einfluß der Blutabsperrung erst nach längerer Zeit in die Erscheinung tritt.

Drückt man beim Warmblüter die Bauchaorta unterhalb der Nierenarterien zusammen, so tritt sehr bald Lähmung der Hinterbeine ein; wird der Blutstrom freigegeben, so kann, wenn die Absperrung nicht zu lange gedauert hat, die Lähmung wieder schwinden (Stenson'scher Versuch, 1667). Daß in diesem Falle die fast momentane Lähmung auf Absperrung der Blutzufuhr durch die Aa. intercostales et lumbales zum unteren Teile des Rückenmarkes zurückzuführen ist, ergibt sich nach Vulpian daraus, daß auch die Sphinkteren der Blase und des Mastdarms gelähmt sind (S. 462) und daß die direkte Erregung der gelähmten Muskeln noch Kontraktionen zur Folge hat. Legt man daher die Ligatur tiefer, unmittelbar vor der Teilung der Aorta in die beiden Aa. iliacae an, sodaß das Rückenmark noch Blut enthält, so tritt die Lähmung der Beine erst nach 2 bis 4 Stunden auf, wenn infolge mangelnder Blutzufuhr die Muskeln selbst ihre Erregbarkeit eingebüßt haben (S. 366).

Die exquisite Abhängigkeit der grauen Substanz von der Blutzufuhr läßt sich noch schlagender am Hirn nachweisen. Das Gehirn erhält durch 4 starke Arterien sein Blut, nämlich beide Aa. vertebrales und beide Carotiden. Das Blut, das die ersteren zuführen, kommuniziert durch die Art. basilaris mit beiden Carotiden, nach vorn ist eine Kommunikation durch den Circulus arteriosus Willisi (1664) hergestellt, sodaß für eine möglichst gleiche Verteilung des Blutes unter Ausgleichung etwaiger Druckunterschiede Sorge getragen scheint. Man kann daher von diesen 4 Arterien eine, zwei, ja drei nacheinander unterbinden, ohne jeden Schaden; erst wenn man die vierte verschließt, sodaß die arterielle Blutzufuhr zum Hirn sistiert ist, treten, wie Kußmaul und Tenner (1857) gefunden, fallsuchtähnliche Krämpfe auf, ganz wie bei rascher Verblutung. Diese Krämpfe sind als Erstickungskrämpfe zu deuten, indem mangels Zufuhr arteriellen Blutes zum Hirn die gesteigerte Venosität des Blutes (das Erstickungsblut) als Reiz auf die motorischen Ganglien des verlängerten Marks (S. 469) wirkt und allgemeine Krämpfe auslöst. Außerdem sind die einzelnen Gefäße des Gehirns von Lymphgefäßen umgeben (zirkum-

vaskuläres Lymphgefäßsystem, S. 201), sodaß der Druck des Blutes sich mit Hilfe dieser in den Lymphräumen befindlichen Flüssigkeit leichter ausgleichen kann. Doch sind am Gehirn Druckschwankungen bemerkbar, die von den In- und Exspirationsbewegungen herrühren. Bei geöffneter Schädelhöhle oder bei ganz jungen Kindern, deren Fontanelle (Nähte zwischen Stirn- und Scheitelbein) noch offen ist, kann man direkt ein An- und Abschwellen des Gehirns beobachten, entsprechend den Atmungsschwankungen des Blutdruckes (S. 120), und zwar das Anschwellen infolge der inspiratorischen Steigerung und das Abschwellen infolge der exspiratorischen Abnahme des Blutdruckes. Auf diese respiratorischen Druckschwankungen beobachtet man noch kleinere, aber frequentere Schwankungen aufgetragen, entsprechend den einzelnen Herzsystolen, die pulsatorischen Schwankungen, in erster Reihe von der Pulsation der mächtigen basalen Hirnarterien herrührend.

Ein solches Anschwellen des Hirns ist nur denkbar, wenn das Organ den Schädelraum nicht völlig ausfüllt. Nun existiert allerdings so viel Raum, als das Hirn für diese rhythmischen Bewegungen bedarf, aber dieser Raum zwischen der Arachnoidea und Pia ist mit seröser Flüssigkeit, der Cerebrospinalflüssigkeit (Hirnwasser, S. 208) erfüllt. Für das Zustandekommen der Bewegungen des Gehirns ist diese Flüssigkeit nach Donders deshalb wichtig, weil sie den Druck gleichmäßig fortpflanzt und so alle inspiratorischen und systolischen Zunahmen des Arterienvolumens auf die Stelle des nicht Widerstand leistenden Teiles der Hirnhüllen (Dura) konzentriert. Läßt man durch Anstechen die Flüssigkeit ablaufen, so werden die Bewegungen bis zum Verschwinden klein. Der absolute Betrag von Hirnwasser, Blut und Lymphe bildet eine unveränderliche Größe, daher Mehrung oder Minderung der Blutmenge entgegengesetzte gleich große Aenderungen in der Menge der anderen beiden Hirnflüssigkeiten zur Folge hat. Das Hirnwasser kann vermöge der direkten Kommunikation zwischen dem Arachnoidalraum des Hirns und Rückenmarks bei Ueberdruck zum entsprechenden Teil in den Rückgratskanal abfließen, dessen Wandungen teilweise von dehnbaren Bändern gebildet werden. Eine Drucksteigerung in der Schädelhöhle kann somit weder durch vermehrten Blutzufluß noch durch zu reichliche Bildung von Hirnwasser zu stande kommen, vielmehr bedarf es dazu noch eines erschwerten Abflusses des venösen Blutes oder der Lymphe bez. des Hirnwassers. Die Spannung in der Cerebrospinalhöhle, der „intrakranielle Druck" entspricht 3 bis 9 mm Hg: je höher der Kopf des Tieres sich im Verhältnis zum übrigen Körper befindet, desto niedriger ist der Druck und umgekehrt. In aufrechter Stellung kann der Druck nach Jolly, Hill u. a. sogar unter Null sinken und negativ werden.

Bei sehr gesteigertem Druck auf das Hirn schwindet das Bewußtsein und kann bei Entfernung des Druckes wieder zurückkehren. Lang anhaltende Kompression stärkeren Grades wirkt meist tötlich, unter starkem Absinken des Blutdruckes und enormer Verlangsamung der Pulse (Vaguspulse). Umgekehrt führt ungenügende Blutzufuhr (Anämie) oder vorübergehende unvollständige Absperrung der Blutzufuhr (Ischämie) zu Schwindel, Ohnmacht, Schwäche, Uebelkeit, Erbrechen, Ohrensausen, Pulsverlangsamung etc. Ein anämischer

Mensch, der die Folgen verminderten Blutdruckes in sitzender Stellung zeigt, kann bei Lage auf dem Rücken diesen Folgen entzogen werden, indem bei horizontaler Lage wieder mehr Blut zum Hirn fließt.

Schlaf. Als weiteren Beweis für den reichlichen Stoffverbrauch (Dissimilation) der Nervenzellen und die bei ihrer Tätigkeit, analog wie beim Muskel, zu beobachtende Ermüdungserscheinung hat man den Schlaf angesprochen. In derselben Weise wie bei anderen energisch arbeitenden Organen, Muskeln und Drüsen, nur durch Abwechselung von Ruhe und Tätigkeit eine passende Ernährung stattfinden kann, ebenso ist für das Gehirn von Zeit zu Zeit Ruhe erforderlich. Im allgemeinen bedarf ein erwachsener arbeitender Mann mindestens eines sechsstündigen Schlafes. Greise, die weniger körperliche und geistige Arbeit verrichten, können bei kürzerem Schlaf bestehen. Bei manchen Tieren geht während der kälteren Jahreszeit der Schlaf in den sog. lethargischen Winterschlaf über (S. 330), ebenso bei den Föten. Auch in der ersten Zeit des extrauterinen Lebens der Tiere wird noch der größte Teil der Zeit verschlafen, so bei Kindern in den ersten 3—4 Monaten etwa $^{3}/_{4}$—$/^{4}_{5}$ der Zeit. Während des Schlafes befinden sich die Tiere in einem Zustande analog demjenigen nach künstlicher Entfernung der Großhirnhemisphären (S. 479); weder gelangen Sinneseindrücke, welcher Art auch immer, zur Wahrnehmung, noch werden willkürliche Bewegungen ausgeführt. Es ruht also die eigentliche Seelentätigkeit und zwar, je nachdem der Schlaf tief oder weniger tief, leise ist, vollständig oder zum größten Teile. Dagegen gehen, wie bei enthirnten Tieren, die automatischen und reflektorischen Bewegungen ungestört vor sich, so die Atmung, die Herztätigkeit und die geordneten Reflexbewegungen. Nach Versuchen von Manasseïne gehen Hunde, die am Schlafen verhindert werden, um so früher zu Grunde, je jünger sie sind; 3 Monate alt schon nach 5—6 Tagen unter Verlust von $^{1}/_{20}$ bis $^{1}/_{8}$ ihres Körpergewichtes. Ruht die Hirntätigkeit nicht vollständig, ist der Schlaf leise oder das Erwachen aus dem Schlafe nahe, so können sich in der Psyche Vorstellungen abspielen, die dunkel zum Bewußtsein gelangen, die „Träume“, deren Inhalt aus der Außenwelt früher angenommene Eindrücke, „Erinnerungsbilder“ (S. 486), abgeben, welche von der Psyche festgehalten im Schlaf reproduziert werden. Die Traumvorstellungen können, dem Tier unbewußt, Bewegungen induzieren, es kann, wie bei Affekten, unter Umständen zum Sprechen, Weinen, Heulen etc. kommen. Liegt auch dem Schlaf höchst wahrscheinlich eine Ermüdung der grauen Substanz infolge ihrer Tätigkeit zu Grunde, so wissen wir doch nicht, welcher oder welche Stoffe diese Ermüdung bewirken. Vielleicht handelt es sich um Zirkulationstörungen in der grauen Hirnrinde, z. B. partielle Anaemie (Binz, Tissié); das Blut tritt aus dem Hirn zurück und zumeist in die Brust- und Bauchorgane. Wohl aber ist durch Beobachtungen von Strümpell u. a. sicher gestellt, daß Individuen, von denen alle sensiblen und sensoriellen Erregungen ferngehalten werden, in Schlaf verfallen, und dem entspricht es auch, daß der Schlaf um so leichter eintritt, je weniger Sinneseindrücke dem Gehirn zugeleitet werden. Starke Sinneseindrücke vermögen daher den Schlaf zu unterbrechen, führen Erwachen herbei, das, je nachdem das Gehirn ausgeruht ist oder nicht, anhalten oder wieder in Schlaf übergehen kann. Bei den Menschen ist die Tiefe des Schlafes meist individuell verschieden; im allgemeinen erreicht sie, gemessen nach der Reizstärke, die den Schlafenden zu erwecken

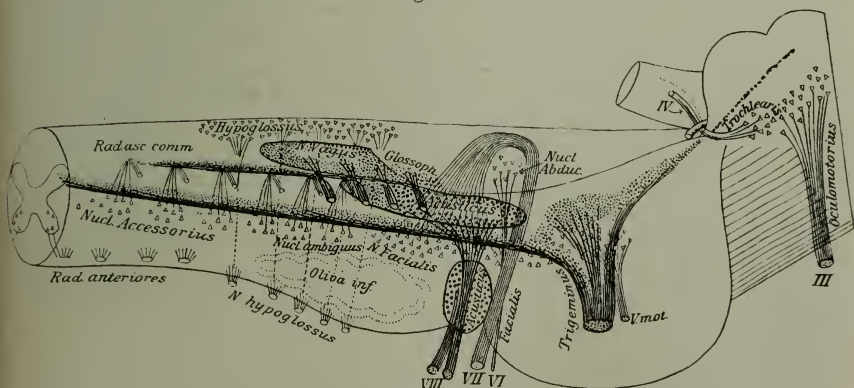
vermag, nach Kohlschütter innerhalb der ersten 2 Stunden ihr Maximum und nimmt bis gegen Morgen, d. h. bis zum Erwachen langsam ab. Im Schlaf geht auch die Tätigkeit der vegetativen Organe herunter. Dem Schlaf ähnliche Zustände sind Somnambulismus und Hypnotismus; in beiden handelt es sich um starkes Absinken der Erregbarkeit und Ausschaltung der gesamten Hirnrinde oder doch einzelner Bezirke davon, wie z. B. im experimentum mirabile am Huhn von Kircher (1646). Von den Tieren haben die Pferde im allgemeinen einen leisen Schlaf, die Rinder einen tiefen Schlaf. Bei den Hunden wechselt die Tiefe des Schlafes ebenfalls individuell; bemerkenswert ist, daß gerade Hunde zum Träumen sehr disponiert sind, auch hört man sie nicht selten während des Schlafes bellen oder heulen.

Hirnnerven.

Die drei spezifischen Sinnesnerven, der N. olfactorius (I), opticus (II) und acusticus (VIII) sind als Hirnteile zu betrachten, wie dies besonders deutlich im fötalen Zustande hervortritt. Ihre Nervenfäden sind viel zarter und mit weniger starken Markscheiden ausgestattet, als die der übrigen Hirnnerven; die Fasern des Olfactorius sind grau, d. h. ohne Markscheide (S. 421). Wir werden diese Nerven bei der Lehre vom Geruch-, Gesicht- und Gehörsinn näher betrachten. Solche spezifischen Sinnesnerven, welche uns über Objekte und Vorgänge der Außenwelt orientieren, bezeichnet man auch als „sensorielle Nerven".

Der Ursprung des N. oculomotorius (III) läßt sich bis zu mehreren großzelligen Kernen im Gebiet des vorderen Vierhügels am Boden des 3. Ventrikels und Aquaeductus Sylvii verfolgen. Er versorgt die äußeren Augenmuskeln und zwar den M. rectus sup., inf., int. (medialis), den M. obliquus inf., den M. levator palpebrae sup., bei den Säugetieren (ausgenommen Mensch und Affen) noch den den Sehnerv trichterförmig umgebenden M. retractor bulbi, der innerhalb der von den vier geraden Augenmuskeln

Fig. 92.



Die Lage der Hirnnervenkerne nach Edinger. Med. oblongata und Pons durchsichtig gedacht. Die Ursprungskerne (mot.) hell, die Endkerne (sens.) dunkel gedruckt.

gebildeten Pyramide den Opticus umfassend zur Sclerotica läuft. Außerdem versieht er indirekt, d. h. mittels des Ciliarganglions, in dem ein neuer ein sympathischer Neuron beginnt (S. 487), durch die von diesem abgehenden Nn. ciliares breves den M. circularis iridis (sphincter pupillae), verengt also die Pupille und innerviert endlich noch den Ciliarmuskel oder Tensor choroideae, welcher der Akkommodation, der Einstellung des Auges zum Sehen in die Nähe, vorsteht: auf diesen kommen wir beim Gesichtsinn zurück. Obwohl demnach der Oculomotorius nur kurze platte und runde Muskeln versieht, enthält er doch beim Menschen gegen 15000 Nervenfasern, relativ mehr als die anderen motorischen Hirnnerven. Auf die Innervation eines jeden Muskels mit so zahlreichen Nervenfasern ist es wohl zurückzuführen, daß die Tiere so außerordentlich feine Bewegungen mit ihren Augenmuskeln ausführen können (S. 424). Daß bei Reizung des Opticus durch in das Auge fallendes helles Licht die Erregung in den Vierhügeln auf den Oculomotorius übertragen wird und so durch Vermittlung des Ciliarganglions zu reflektorischer Pupillenverengerung führt, haben wir bereits gesehen (S. 487). Es müssen also die Kerne beider Nerven, des Opticus und Oculomotorius, in den Vierhügeln mit einander in Verbindung stehen. Zwischen den Kernen der Oculomotorii beider Seiten muß bei manchen Tieren (Mensch, Affe, Hund, Katze) im Hirn eine innige Verbindung durch „interzentrale Fasern“ bestehen, wie daraus hervorgeht, daß, auch wenn Licht nur in ein Auge fällt, doch stets in beiden Augen die Pupille sich verengt, „konsensuelle Pupillarreaktion“; es sind dies Tiere, bei denen eine Halbkreuzung (Semidekussation) der Opticusfasern im Chiasma stattfindet. Bei Tieren mit totaler Kreuzung, wie Einhufer (Pferd, Esel), Eule und beim Kaninchen, bei dem nur wenige Fasern der Kreuzung entgehen, bleibt nach Steinach der Pupillarreflex auf das belichtete Auge beschränkt. Endlich scheint auch zentral ein Zusammenhang zwischen den Fasern, welche zum Ciliarganglion und von da zum Sphincter pupillae, und denen, welche zum Rectus int. (med.) gehen, zu bestehen; denn jedesmal, wenn das Auge einwärts gedreht wird, verengt sich die Pupille; auch dieses Vorganges von Mitbewegung ist bereits gedacht worden (S. 492). Nach Durchschneidung oder Lähmung eines Oculomotorius sinkt das obere Augenlid herab (Ptosis), der Augapfel, der nur noch wenig beweglich ist, wird durch den vom N. abducens (VI) versorgten M. rectus externus (lateralis) schläfenwärts gedreht, „Schielen nach außen: Strabismus divergens“ und tritt infolge Lähmung des Retractor mehr aus der Orbita hervor. Die etwas erweiterte Pupille ist auf Lichtreiz reaktionslos, „reflektorische Pupillenstarre“, und das Sehen in der Nähe infolge Lähmung des Akkommodationsmuskels undeutlich.

Der vierte und kleinste Hirnnerv, der N. trochlearis entspringt von einem Kern, der als distale Fortsetzung des Oculomotoriuskernes angesehen werden kann (Fig. 92). Seine Fasern

kreuzen sich mit dem der anderen Seite vor ihrem Austritt vollständig. Es ist der einzige Gehirnnerv, der das Gehirn an dessen dorsaler Seite verläßt (dicht hinter den Vierhügeln). Er versorgt den M. obliquus sup. Nach seiner Durchschneidung ist die Drehung des Augapfels nach unten und außen (schläfenwärts), die der Miene etwas ungemein Pathetisches erteilt (daher der Nerv auch N. patheticus heißt), aufgehoben, der Augapfel ist daher nach oben und etwas nach innen (nasalwärts) gestellt. Infolgedessen kommt es bei einseitiger Trochlearislähmung beim Fixieren eines Gegenstandes mit beiden Augen zu schief übereinander stehenden gleichnamigen Doppelbildern, und zwar ist das vom Auge der gelähmten Seite entworfene Bild das tieferstehende; die oberen Spitzen der Bilder sind gegeneinander geneigt.

Der N. abducens (VI), der aus einer grauen Masse in der dorsalen Haubenregion am Boden der Rautengrube von den Striae acusticae entspringt (Abducenskern), geht nur zum M. rectus ext. (lateralis) des Auges. Ist dieser Nerv gelähmt, so stellt sich infolge Retraktion des antagonistischen M. rectus int. (medialis) Einwärtsdrehung des Auges, Schielen nach innen, d. h. nasenwärts, „Strabismus convergens“, ein. Bei Tieren (Katze, Hund, Kaninchen) innerviert der Abducens, neben dem Oculomotorius (III), den M. retractor bulbi.

Alle Augenmuskelnerven (III, IV, VI), erhalten in ihrem peripherischen Verlaufe sensible Fasern vom Trigeminus beigemischt.

Der fünfte Hirnnerv, N. trigeminus, entspringt wie ein Rückenmarknerv mit zwei Wurzeln, einer vorderen kleineren motorischen (portio minor) und einer hinteren größeren sensiblen (portio major). Die motorische Wurzel entspringt zum Teil (in der Fortsetzung des Facialiskernes, doch etwas dorsaler) aus einem motorischen Kern (Noyeau masticateux) unter dem vorderen Teil des Bodens der Rautengrube (hierzu kommen auch Fasern aus dem Kern der anderen Seite), zum Teil aus dem absteigenden Bündel, das von Zellgruppen herrührt, die sich längs des Aquaeductus bis zu den vorderen Vierhügeln verfolgen lassen, Radix mesencephelica. Die sensible Wurzel entspringt aus dem sensiblen Kern, der lateral von dem motorischen liegt, aus dem aufsteigenden Bündel (Tractus bulbo-spinalis), das längs der Hinterhörner sich bis in die Gegend des zweiten Cervikalnerven verfolgen läßt, während das aus dem Kleinhirn zum Trigeminusaustritt ziehende Bündel einer sekundären Bahn angehört. An der hinteren Wurzel findet sich noch das Ganglion semilunare (Gasseri), und kurz dahinter verbinden sich beide Wurzeln zum gemischten Nervenstamm, der sich dann in drei große Aeste: den Augen- (N. ophthalmicus), Oberkiefer- (N. maxillaris) und Unterkieferast (N. mandibularis) spaltet. Vom letzteren treten die motorischen Fasern als R. crotaphitico-buccinatoris ab und versehen die Kaumuskeln der entsprechenden Seite (mit Ausnahme des Buccinator): den M. masseter, temporalis, pterygoideus ext. und int.; ein anderer Teil geht in den R. alveolaris inf. über, um den Mylohhyoideus, den vorderen Bauch des M. digastricus,

den Tensor palati mollis und den Tensor tympani zu innervieren. Der sensible Teil des Trigeminus ist wesentlich Gefühlsnerv für die Kopf- und Gesichtshaut der entsprechenden Seite, ebenso für die Dura mater, den Augapfel, die Nasen- und Mundschleimhaut und Vorderfläche des äußeren Ohrs. Durchschneidet man daher den Stamm des Trigeminus in der Schädelhöhle, eine Operation, die Fodera und H. Mayo zuerst (1823) ausgeführt und Magendie (1824) besonders ausgebildet hat, so findet man eine vollständige Anästhesie der betreffenden Kopfhälfte. Ferner wird infolge Lähmung der gleichseitigen Kaumuskeln der Unterkiefer, hauptsächlich durch die Wirkung der Mm. pterygoidei der anderen Seite, nach der gelähmten Seite hinübergezogen. Ueberleben die Tiere die einseitige Durchschneidung des Trigeminus längere Zeit, so werden die Zähne der gelähmten Kieferhälfte ganz schief abgeschliffen. Da der N. lingualis vom Trigeminus die Zunge mit Empfindlichkeit versorgt, so ist nach Durchschneidung des Trigeminus die gleichseitige Hälfte der Zunge, ebenso wie der Maulschleimhaut unempfindlich, infolgedessen wird diese bei der einseitigen Wirkung der Kaumuskeln leicht verletzt, die Tiere beißen sich in die unempfindliche Zunge. Wegen der Anästhesie des vom Trigeminus versorgten Auges ist der Reflexakt des Schlusses der Augenlidspalte auf Reizung der Augenbindehaut (S. 467) aufgehoben (während der willkürliche Schluß des Auges, der vom N. facialis vermittelt wird, fortbesteht). Es ist daher das Auge nun allen äußeren Schädlichkeiten ausgesetzt; kleine in das Auge fallende Körperchen werden infolge Lähmung des Trigeminus nicht mehr reflektorisch durch den Lidschlag entfernt, bleiben auf der Hornhaut liegen, die ihrerseits mangels des Lidschlags nicht genügend mit der Tränenfeuchtigkeit benetzt und daher trocken wird und ihre Durchsichtigkeit einbüßt. Außerdem führt der N. lingualis für die vorderen zwei Drittel der Zunge bis zu den Papillae vallatae auch die Geschmacksfasern. Von den Nasenästen des Trigeminus wird der Reflex des Niesens (S. 467) ausgelöst, und dies deutet darauf hin, daß die Kerne des Trigeminus in der Med. oblong. in inniger Verbindung mit dem Zentrum stehen, von dem die Exspiratoren innerviert werden. Das Niesen, welches eintritt, wenn man in die Sonne sieht, muß nach Brücke wohl so gedeutet werden, daß die Erregung der Ciliaräste des Trigeminus durch das Sonnenlicht im Zentralorgan auf diejenigen Ganglienzellen irradiiert, in welchen die Nasenäste des Trigeminus enden (daher die Empfindung von Kriebeln in der Nase), und erst von diesen aus reflektorisch die Exspirationsbewegung des Niesens eingeleitet wird. Sehr starke (chemische) Reizung der Nasenschleimhaut ruft nach Hering und Kratschmer langdauernden Exspirationstillstand hervor (S. 512).

Weiter sollte der Trigeminus sekretorische Fasern, welche direkt die Drüsensekretion beeinflussen, und zwar solche für die Tränendrüse enthalten, allein F. Krause hat gezeigt, daß Exstir-

pation des Trigeminus und des Gasser'schen Ganglions ohne Einfluß auf die Tränensekretion ist; diese wird vielmehr vom N. facialis (VII) vermittelt, von dem diese resp. Fasern sich der Bahn des N. lacrymalis trigemini anschließen. Durch Reizung aller sensiblen Hirnnerven wie der oberen Spinalnerven kann reflektorisch Tränenabsonderung hervorgerufen werden. So bilden Aeste des Trigeminus z. B. die Ciliaräste beim Blicken in die Sonne, die Infraorbitaläste bei Berührung der Conjunctiva, die Nasenäste bei mechanischer oder chemischer Reizung der Nasenschleimhaut die sensible Bahn, deren Erregung sich im Zentrum auf den N. facialis überträgt. Die in der Bahn des Trigeminus verlaufenden Sekretionsfasern für die Submaxillardrüse werden, wie wir sehen werden, von einem Ast des N. facialis (Chorda tympani) zugeleitet und sollen erst dort (S. 503) besprochen werden. Ist der Trigeminus auch nicht Sekretionsnerv für die Speicheldrüsen, so enthält er doch Fasern, die reflektorisch die Absonderung der Speicheldrüsen hervorrufen. Es sind dies seine sensiblen Fasern, welche in der Mund- und Zungenschleimhaut sich verbreiten, deren Erregung durch die in die Mundhöhle eingeführte Nahrung erfolgt (um so stärker, je trockner dieselbe ist), und in der Med. oblong. (S. 468) auf die Sekretionsfasern für die Speicheldrüsen übertragen wird. Den sekretorischen Nerven für die Orbitaldrüse bildet ein Zweig vom N. buccinatorius. Ferner führt der Trigeminus (und zwar zumeist der N. infraorbitalis) sekretorische Fasern für die Nasenschleimdrüsen (Heidenhain), die mittels des Gangl. sphenopalatinum der Nase zugeleitet werden, für die Schweißdrüsen der Gesichtshaut beim Pferde und der Rüsselscheibe beim Schweine. Endlich enthält der Trigeminus gefäßverengende, vasokonstriktorische Fasern für das Auge, für die Nasenhöhle und einen Teil der Mundhöhle, Fasern, die vom Sympathikus kommen und sich nur den Bahnen des Trigeminus zugesellen. Nach Durchschneidung des Trigeminus sind daher die Gefäße der angeführten Partien erweitert. Der N. lingualis vom Trigeminus enthält auch die gefäßerweiternden Fasern für die Zunge (durch die Chorda tympani zugeleitet).

Man hat dem Trigeminus auch noch trophische Fasern zugeschrieben, d. h. solche, welche direkt die Ernährung der Gewebe beherrschen sollen. Ward nämlich der Trigeminus einseitig in der Schädelhöhle durchschnitten, so beobachtete Magendie, abgesehen von der Unempfindlichkeit des gleichseitigen Augapfels, daß sehr bald die Konjunktiva sich stark rötet und mit eitrigem Schleim bedeckt; die Hornhaut verliert ihre Durchsichtigkeit, ihr Epithel stößt sich ab, dann entzündet sich die Hornhaut, es entstehen eitrige Geschwürchen darin, die Entzündung verbreitet sich auf die tieferen Teile des Auges, schließlich brechen die Geschwüre durch, das ganze Auge vereitert und wird zerstört. Man nennt diese Entzündung des ganzen Augapfels: Panophthalmie oder Trigeminusophthalmie. Schon Schiff hat in der Unempfindlichkeit des Auges und in dem infolge dessen aufgehobenen Reflexschluß der Lider die Ursache dafür erkannt, daß aus der Luft in das Auge

gelangende feste Partikelchen nicht mehr durch den Lidschlag entfernt werden; nur sollte das infolge der gleichzeitigen Gefäßlähmung blutüberfüllte Auge zu Entzündungen leichter geneigt sein und daher schon jene festhaftenden Partikelchen eine Entzündung herbeiführen (neuroparalytische Entzündung). Weiter zeigte Snellen (1855), daß die Entzündungserscheinungen ausbleiben, wenn nach der Durchschneidung des Trigeminus das unempfindliche Auge der operierten Seite vor dem Zutritt äußerer Schädlichkeiten bewahrt wird, indem man entweder die Augenlider zunäht und noch einen empfindlichen Teil, z. B. beim Kaninchen das Ohr derselben Seite, so vor das Auge näht, daß, die hintere Ohrfläche, die nicht vom Trigeminus, sondern von Cervikalnerven mit sensiblen Fasern versorgt wird, nach vorn liegt, oder, wie dies Meissner und Büttner getan, eine steife Lederkapsel vor das unempfindliche Auge befestigt. Es bedarf nicht einmal zur Verhütung der Entzündung eines absoluten Abschlusses des gefühllosen Augapfels, vielmehr genügt es schon, wenn man ein durchbrochenes feines Drahtgitter, z. B. den Deckel einer Tabakspfeife vor das Auge befestigt. In gleicher Weise können die Geschwüre der Nasen- und Maulschleimhaut der Tiere auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden. Infolge der Unempfindlichkeit der Nasenschleimhaut der operierten Seite ist die Reflexbewegung des Niesens aufgehoben, die durch die in die Nase eindringenden Fremdkörper hervorgerufen wird und zur Ausstoßung des eingedrungenen Fremdkörpers durch einen kräftigen Exspirationstoß führt (S. 467). Der durch die liegen bleibenden Fremdkörper unterhaltene Reiz führt zu Entzündungen und zur Bildung von Geschwüren. Ebenso entstehen die Geschwüre der Maulschleimhaut dadurch, daß die Tiere sich in die unempfindliche Zunge und in die Schleimhaut der Backen beißen, und diese häufige Verletzung der Maulschleimhaut durch die Zähne hat Geschwürsbildung zur Folge. Demnach liegt für die Annahme besonderer trophischer Fasern im Trigeminus bislang kein stichhaltiger Grund vor, um so weniger, als der Trigeminus auch die gefäßverengenden (und vielleicht auch die gefäßerweiternden) Fasern enthält, von denen nach Hippel und Grünhagen die normale Ernährung des Bulbus in erster Linie abhängt.

Die im N. lingualis verlaufenden Geschmacksfasern werden durch die Chorda tympani vom N. facialis (S. 502) dem Lingualis beigemischt. Nach Brücke u. A. nehmen diese Fasern folgenden Weg vom Zentrum nach der Peripherie: Wurzel des Glossopharyngeus, Gangl. petrosum, Plexus tympanicus, N. petrosus superf. min., Ganglion oticum, Chorda tympani, N. lingualis trigemini.

Der N. facialis (VII), der aus einer grauen Masse am Boden des IV. Ventrikels in der Formatio reticularis medial von der aufsteigenden Trigeminuswurzel (Facialiskern) entspringt, ist ein rein motorischer Nerv, er versieht die Muskeln des Gesichts (deshalb auch „mimischer Nerv“ genannt), und zwar den M. frontalis, M. corrugator supercilii, orbicularis palpebrarum, die Muskeln der Wange, darunter den zu den Kaumuskeln gehörigen M. buccinator, ebenso die äußeren Ohrmuskeln, ferner den M. levator alae nasi; wegen der Wirkung des letzteren heißt er der „Atmungsnerv des Gesichts“. Auch die Muskeln des Mundes, der Lippen und deren Tasthaare (Schiff) werden von ihm versorgt, endlich gehen Zweige von ihm

zum Platysma myoides, zum M. stylohyoideus und zum hinteren Bauch des Digastricus, bei Tieren auch zum M. stylo-maxillaris. Bei den Tieren mit beweglichem Rüssel ist der Ast des Facialis zum Rüssel sehr stark, so z. B. beim Elephanten etwa so stark wie der Ischiadicus des Menschen. In dem Maße als bei den Tieren die Gesichtsmuskulatur und der Gesichtsausdruck abnimmt, wird auch der Facialis dünner. Nach seinem Eintritt in den Fallopischen Kanal des Felsenbeines bildet der Facialis das Ganglion geniculi und entsendet von diesem den N. petrosus superficialis major zum Gangl. spheno-palatinum, von dem der N. palatinus posterior zur Uvula geht und den M. levator palati mollis und levator uvulae versorgt, diese Innervation kommt für die konkomitierende Atembewegung des Gaumens (S. 110), sowie für den Schluckakt (S. 141) in Betracht. Gleich hinter dem Ganglion geniculi geht ein Zweig zum M. stapedius ab. Ursprünglich ein rein motorischer Nerv, nimmt der Facialis im Fallopi'schen Kanal durch den N. petrosus superficialis major sensible Fasern vom Trigeminus auf, geht dann nach seinem Austritt aus dem For. stylomastoideum noch zahlreiche Verbindungen mit Fasern des Trigeminus, des Vagus und der Halsnerven ein, daher nur seine Durchschneidung in der Schädelhöhle nicht von Schmerzempfindungen begleitet ist. Endlich führt der Facialis gefäßverengernde Fasern für Zahnschleimhaut, Wangen und Lippen.

Abgesehen von diesen motorischen Fasern enthält der Facialis sekretorische Fasern für die Tränendrüse, die sich im peripherischen Verlaufe der Bahn des N. lacrymalis trigemini anschließen, ferner ein Ast des Facialis, die Chorda tympani, sekretorische Fasern für die Submaxillar- und Sublingualdrüse, sowie die Geschmacksfasern für die vorderen 2 Drittel der Zunge; jedoch entstammen alle diese in der Chorda verlaufenden (Geschmacks- und Speichel-) Fasern dem N. glossopharyngeus (IX). Die Chorda tympani, die im Fallopi'schen Kanal hinter dem Ganglion geniculi abgeht, durchläuft die Paukenhöhle, gelangt zwischen Hammergriff und langem Amboßschenkel in die Fissura Glaseri, verläßt durch diese das Schläfenbein, steigt dann zum Stamm des Lingualis (vom 3. Ast des Trigeminus) herab, verbindet sich mit ihm auf eine kurze Strecke, geht dann als feines Stämmchen zum Ganglion submaxillare, von diesem zur Submaxillardrüse; diese Fasern enden nach Pflüger und Kupffer in den Drüsenzellen selbst. Wird die Chorda tympani (oder der Stamm des Lingualis) gereizt, so ergießt sich, wie C. Ludwig (1851) entdeckt hat, aus dem Wharton'schen Gange der Drüse reichlich Speichel und zwar so, daß man bei fortgesetzter Reizung der Chorda beim Hunde in der Stunde bis zu 200 g Speichel erhalten kann. Der Chordaspeichel ist reichlich, klar, von wasserhellem Aussehen, etwas fadenziehend, aber noch ziemlich dünnflüssig und arm an festen Bestandteilen (1—2 pCt.). Beim Tetanisieren der Chorda erweitern sich nach Cl. Bernard (1858) die Drüsengefäße, die Blutströmung ist infolge Verringerung

der Widerstände bis auf das Vierfache beschleunigt, sodaß das Blut noch jenseits der Kapillaren in den Venen pulsiert und hellrot, arteriell aus der angeschnittenen Drüsenvene ausfließt; offenbar hat bei der Schnelligkeit der Blutströmung das Blut nicht genügende Zeit, an das Drüsengewebe viel Sauerstoff abzugeben. Danach könnte man meinen, daß die Chorda vielleicht durch ihre Einwirkung auf die arteriellen Gefäße, die dadurch gesteigerte Blutfülle und die so bedingte Zunahme der Transsudation aus dem Blute die Steigerung der Drüsensekretion bewirkt. Diese Vermutung hat Ludwig auf das schlagendste durch den Nachweis widerlegt, daß der Druck, unter dem der Chordaspeichel sezerniert wird, größer ist als der zeitige Blutdruck in der Carotis, ja sogar letzteren noch bis zu 100 mm Hg übersteigen kann, daß ferner die Temperatur des Speichels um $1-1\frac{1}{2}^{0}$ C. höher sein kann als die Bluttemperatur, sowie daß auch am abgeschnittenen Kopfe oder bei verbluteten Tieren, also nach Erlöschen der Zirkulation sich durch Reizung der Chorda noch eine Zeit lang Speichelsekretion erzielen läßt; endlich hat Heidenhain gezeigt, daß bei Vergiftung mit ein wenig Atropin (Alkaloid der Tollkirsche) zwar die Drüsengefäße erweitert sind, aber trotzdem die Speichelsekretion erlischt. Außerdem gehen mit der Tätigkeit der Drüse auch morphologische Veränderungen der Drüsenzellen einher (S. 139), sodaß die direkte Einwirkung der Drüsennerven auf die Tätigkeit der Drüsenzellen über jeden Zweifel erhaben ist. In der Norm wird die Erregung der Chorda reflektorisch von den sensiblen und Geschmacksnerven des N. lingualis vom Trigeminus (S. 501) und vom Glossopharyngeus (S. 506) vermittelt; die in die Mundhöhle eingeführten Substanzen geben für letztere den mechanischen oder chemischen Reiz ab, das Reflexzentrum bildet der Facialiskern in der Med. oblong. (S. 468). Endlich enthält die Chorda gefäßerweiternde Fasern für die vorderen 2 Drittel der Zunge und den Boden der Mundhöhle.

Wird der N. facialis einer Seite innerhalb der Schädelhöhle durchschnitten oder pathologisch durch Druck von Seiten einer Geschwulst gelähmt, so treten eine Reihe auffallender Erscheinungen ein. Zunächst ist die gleichseitige Gesichtshälfte vollständig gelähmt, die Stirn auf dieser Seite faltenlos, das Auge steht offen. „Hasenauge oder Lagophthalmus“: die Tränensekretion versiegt nach Goldzieher; die Wange hängt schlaff herab, das Nasenloch ist verengt und wird bei der Atmung nicht bewegt, der Mundwinkel hängt herunter, der Mund kann nicht gespitzt werden. Im Affekt (Lachen, Weinen) tritt diese Abweichung beider Gesichtshälften noch deutlicher hervor; sie ist die Folge der auf dieser Seite bestehenden Lähmung der Gesichtsmuskeln (S. 389). Die Aufnahme von Speise und Trank ist durch den mangelnden Schluß des Lippenspaltes auf der kranken Seite erschwert, daher ein Teil des Mundinhaltes wieder herausfällt, und das Kauen ist dadurch behindert, daß der gelähmte Buccinator die zwischen Zähne und Backen verirrten Speiseteile nicht mehr unter die Mahlzähne zurück-

bringen kann; der Mensch und der Affe drücken die hierher verirrten Teile mit der Hand in die Mundhöhle zurück; bei den übrigen Tieren bleiben sie liegen und gehen leicht in Fäulnis über. Infolge Lähmung der zur Uvula gehenden Nervenzweige wird dieselbe infolge der einseitigen Muskelwirkung meist nach der gesunden Seite verzogen. Der Reflex von den sensiblen Nerven der Mundschleimhaut und Zunge auf die Speichelsekretion der Submaxillaris und Sublingualis hört infolge Lähmung der Chorda tympani auf. Erfolgt die Durchschneidung oder Lähmung erst nach dem Austritt des Facialis aus dem Schläfenbein, so sind nur die Gesichtsmuskeln gelähmt, die im Fallopi'schen Kanal abgehenden Nervenzweige zum weichen Gaumen und zu den Speicheldrüsen bleiben unbeteiligt.

Bei den Tieren, deren Nasenflügel bei der Atmung spielen, ist der Nasenflügel der operierten Seite unbeweglich, wird aber vermöge der durch seine Knorpel bedingten Steifigkeit offen gehalten. Durchschneidung beider Faciales macht bei den Tieren, welche wesentlich durch die Nase atmen, wie das Kaninchen und das Pferd, das Atmen sehr erschwert. Ja beim Pferde soll Durchschneidung beider Faciales im Gesicht nach Cl. Bernard zur Erstickung führen; da ihre Nasenflügel der Knorpel entbehren, so werden sie, wenn mit Beginn der Inspiration in den Lungen und sekundär in der Nasenrachenhöhle der Druck negativ wird, durch den stärkeren äusseren Luftdruck an einander gepreßt und verschließen so ventilartig der Luft den Zutritt. Indem nun die Pferde nicht dauernd durch das Maul atmen können, gehen sie an Luftmangel zu Grunde. Jedoch hat Ellenberger bei sonst gesunden Pferden auf Durchschneidung beider Nn. faciales den Tod nur selten eintreten sehen. Infolge Lähmung der äußeren Ohrmuskeln hängt das Ohr der affizierten Seite bei Pferd, Hund und Kaninchen schlaff herab und kann nicht gespitzt werden. Die Lähmung des zum M. stapedius gehenden Zweiges hat eine gesteigerte Empfindlichkeit gegen laute Geräusche zur Folge.

Ist beim Menschen der N. facialis gelähmt, so hängt die Backe und der Mundwinkel dieser Seite schlaff herab, der Mundwinkel der gesunden Seite steht höher, zugleich ist der Mund nach dieser Seite hin verzogen. Erschlaffen die kontrahierten Muskeln der gesunden Seite, so kehren sie mangels des Zuges der kranken Seite nicht mehr zn ihrer früheren Länge zurück, daher ist auch, während der Untätigkeit der gesunden Seite, das Gesicht nach dieser hin verzogen (S. 389). Das Gleiche ist bei Tieren der Fall. Nun wird aber, wie bekannt, ein tätiger Muskel immer kräftiger, ein untätiger dünner, atrophisch; daher retrahieren sich infolge der Untätigkeit die Muskeln der kranken Seite und ziehen nun, wenn die Muskeln der anderen Seite in Ruhe sind, das Gesicht nach der gelähmten Seite hinüber. Bei jungen Tieren kommt es nach Brücke verhältnismäßig schnell zur Verziehung des Gesichtes nach der kranken Seite, indem hier die Untätigkeit der Muskeln viel schneller Ernährungsstörungen an ihnen selbst setzt und sie zum Schrumpfen bringt. Nicht minder sollen unter dem Zuge der Muskeln die wachsenden Knochen eine Verkrümmung erfahren und so auch ihrerseits zur Verziehung des Gesichtes nach der kranken Seite beitragen.

Da die Lidspalte infolge Lähmung des Orbicularis weder willkürlich noch reflektorisch geschlossen werden kann, so ist, wie nach der Durchschneidung

des Trigemiuus, der Augapfel allen äußeren Schädlichkeiten ausgesetzt. Daher kommt es in manchen Fällen nach Durchschneidung des Facialis infolge Versiegens der Tränensekretion zur Eintrocknung (Xerosis) und Trübung der Hornhaut.

Der N. glossopharyngeus (IX) stammt aus einem großzelligen und einem kleinzelligen Kern, die als obere Fortsetzung der motorischen und sensiblen Vaguskerne angesehen werden können; ein Teil der Fasern stammt noch aus einer aufsteigenden Wurzel, die sich bis in das Halsmark abwärts verfolgen läßt. Der Nerv hat im Foramen jugulare, analog dem Spinalganglion, das Ganglion Ehrenritteri und nach dem Austritt aus dem Loch das Ganglion petrosum. Er ist zunächst der spezifische Geschmacksnerv für den hinteren Teil der Zunge, von den Papillae vallatae ab, in denen seine Fasern enden, und wahrscheinlich auch für die Gaumenbögen, die ebenfalls Geschmacksempfindungen vermitteln sollen. Auch die in der Bahn des N. lingualis zum Vorderteil der Zunge gelangenden Geschmacksfasern (S. 500, 502) entstammen dem Glossopharyngeus. Als Schmecknerv soll er beim Geschmacksinn gewürdigt werden. Außerdem ist er sensibler Nerv für die Zungenwurzel, die Gaumenbögen, die Tonsillen und die Vorderfläche der Epiglottis. Die Erregung seiner Geschmacksfasern führt reflektorisch die Sekretion der Speicheldrüsen herbei, die Erregung seiner sensiblen Fasern am weichen Gaumen und an der Epiglottis löst reflektorisch in der Med. oblong. (S. 467) den Schling- und Schluckakt (S. 141) aus. Andererseits soll der Glossopharyngeus nach Kronecker und Meltzer auch den Schluckakt reflektorisch hemmen: Reizung seines zentralen Stumpfes vermag jede sonst zustande kommende Schluckbewegung zu unterdrücken. In gleicher Weise ist er ein Hemmungsnerv für die Atmung (S. 512). Endlich enthält der Glossopharyngeus nach Eckhard und Heidenhain sekretorische Fasern für die Parotis sowie für die Gl. submaxillaris (und sublingualis), die weiterhin durch die Portio intermedia Wrisbergi in die Chorda tympani (S. 503) übertreten. Die Fasern für die Parotis treten mit seinem als N. Jacobsoni bezeichneten Paukenhöhlenzweig in die Paukenhöhle, um durch die Decke derselben den N. petrosus superficialis minor zu erreichen und auf dessen Bahn zum Gangl. oticum zu ziehen, von wo dieselben durch einen feinen Zweig des R. auriculotemporalis Trigemini zur Parotis gelangen. Elektrische Reizung des N. Jacobsoni von der eröffneten Paukenhöhle aus beim Hunde hat Ausscheidung eines reichlichen dünnen und an festen Bestandteilen, insbesondere organischen Substanzen armen Parotidensekrets zur Folge. Das Nämliche ist der Fall bei reflektorischer Reizung von der Mundhöhle aus, z. B. durch Essigsäure: hier bildet der N. lingualis vom Trigeminus und vom Glossopharyngeus die sensible Bahn, das Zentrum ist der Kern des Glossopharyngeus in der Med. oblong. (S. 468). Es wirkt also der N. Jacobsoni auf die Parotis ganz

analog ein, wie die Chorda tympani auf die Submaxillaris und Sublingualis (S. 503).

Der N. hypoglossus (XII) entspringt aus einem langgestreckten Kern ventral vom Zentralkanal und weiterhin dicht unter dem Boden der Rautengrube (S. 508, Fig. 93) neben dem Sulcus longitudinalis, der charakterisiert ist durch große vielstrahlige den Vorderhornzellen ähnliche Zellen. Der Nerv kommt zwischen den Pyramiden und Oliven des verlängerten Marks hervor. Er ist ein rein motorischer Nerv, und zwar der Bewegungsnerv der Zunge. Er innerviert außer den eigentlichen Muskeln der Zunge (M. longitudinalis sup. und inf., transversus linguae) auch den M. geniohyoideus, genioglossus, hyoglossus und styloglossus. Insofern die Zunge das wesentlichste Organ für die Artikulation ist, fungiert er als Sprechnerv; auf seiner Lähmung beruht das Stammeln im Rausch und im Schlaf, sowie infolge einer Hirnblutung. Auch führt er gefäßverengende Fasern in die Zunge. Der N. hypoglossus galt lange Zeit als der translatorische Nerv für den Kehlkopf, indem er durch seinen R. descendens den M. sternohyoideus, sternothyreoideus und omohyoideus versorgt, die den Kehlkopf nach unten ziehen, jedoch enthält dieser nach Henle keine Hypoglossusfasern, sondern nur solche aus dem Halsgeflecht, weshalb er besser als N. cervicalis descendens zu bezeichnen ist. Nach Durchschneidung beider Hypoglossi sind Hunde wegen der Lähmung sämtlicher Zungenmuskeln nicht mehr imstande, Flüssigkeiten aufzunehmen, da sie zu dem Zweck die Zunge in eine löffelartige Hohlform bringen müssen (S. 134); beim Kauen fällt ihnen das Futter aus dem Maule heraus, es kann nicht bis zum Schlunde fortbewegt werden. Dagegen kommen, wenn man ihnen den Bissen künstlich bis an den Schlundkopf bringt, Schlingbewegungen zustande, da diese vom Facialis und Vagus beherrscht werden. Nach Durchschneidung des Hypoglossus ruft nach Vulpian Reizung der Chorda tympani noch Bewegungen der Zunge, wenn auch wenig energische und träge, hervor (Heidenhain's pseudomotorische Nervenwirkung).

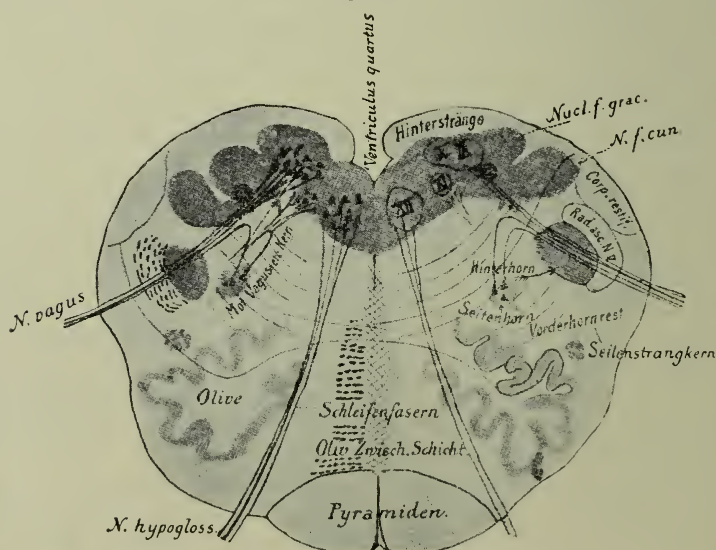
Beim Menschen beobachtet man nach einseitiger Lähmung des Hypoglossus, daß die Zunge schief nach der gelähmten Seite herausgestreckt, aber nach der gesunden in die Mundhöhle zurückgezogen wird. Nach Schiff zieht jeder Genioglossus den Spitzenteil der Zunge nach vorn und nach der entgegengesetzten Seite, sodaß nur aus dem Zusammenwirken beider die gerade Richtung hervorgeht, daher bei Lähmung eines Genioglossus die Zungenspitze schief nach der gelähmten Seite herausgestreckt wird. Wirken dagegen der M. hyo- und styloglossus (und der M. longitudinalis linguae) der gesunden Seite, so wird diese Zungenhälfte kürzer und dicker und die Zunge nach der gesunden Seite zurückgezogen.

Der Hypoglossus geht am Halse Verbindungen mit Trigeminus-, Vagusästen (Plex. nodosus vagi), mit dem Sympathikus (Ganglion cervicale suprem.) und durch den R. descendens mit den Halsnerven ein. Dadurch werden ihm

im peripherischen Teil sensible Fasern beigemischt, daher auch seine Durchschneidung am Halse Schmerzäußerungen zur Folge hat, die indes fehlen, wenn die Durchschneidung höher oben, in der Schädelhöhle oder unmittelbar nach seinem Austritt aus dem For. condyloid. ant., ausgeführt wird.

Der N. vagus (X) entspringt aus einem dorsalen kleinzelligen (sensiblen) Kern und einem ventralen großzelligen, motorischen (Nucleus ambiguus) Kern (S. 497, Fig. 92) am Boden des IV. Ventrikels unter der Ala cinerea und kommt hinter dem Schlitz zwischen Oliven und Corp. restiformia (Fig. 93) zum Vorschein; im Foramen jugulare hat er das Ganglion jugulare, das einem Spinalganglion entspricht; unterhalb desselben am Halse entsteht durch Anastomosen mit dem Glossopharyngeus, Accessorius und Hypoglossus sowie dem Sympathikus der Plexus nodosus s. ganglioformis. Der N. accessorius (XI) ist als ein reiner Rückenmarksnerv (Willis, van Gehuchten) aufzufassen; er entspringt aus dem lateralen Bezirk der Vorderhörner des Halsmarks (die sog. bulbären Wurzelfasern des Accessorius gehören zum Vagus) bis zum 6. und 7. Halswirbel hinunter und erhält sogar manchmal Wurzeln von Stellen des Halsmarks bis unter dem Plex. cervicalis. Ursprünglich ein rein motorischer Nerv, tritt er durch das For. magnum in die Schädelhöhle, schließt sich dem N. vagus an und verläßt mit ihm die Schädelhöhle durch das For. jugulare. In diesem teilt er sich in einen medialen Ast, der mittels des Plexus nodosus zum Vagus tritt, und in einen lateralen, der den M. sternocleidomastoideus und die Rückenportion des M. cucullaris versorgt. Fungieren diese bei angestrengter Atmung (S. 109) als Hülfsmuskeln (accessorische Atemmuskeln), so werden sie nach

Fig. 93.



Schnitt durch die Med. oblongata in der Höhe des Vagusaustrittes (schematisiert) nach Edinger.

Cl. Bernard vom N. accessorius und nicht von Aesten des Plex. cervicalis, die auch zu ihnen gehen, innerviert. Der mit dem sogen. medialen Ast (dem bulbären Wurzelanteil) des Accessorius vereinte Vagus (früher auch Vago-Accessorius genannt) versieht zunächst mit motorischen Fasern die Mm. levator palati mollis, levator uvulae, constrictores faucium, hyo-thyreoideus, den Oesophagus, den Kehlkopf, die Bronchialmuskeln, endlich den Magen und nach einigen auch Darm und Uterus, ferner mit sekretorischen Fasern Magen und Pankreas (s. u.). Der größere Teil vom Magengeflecht des Vagus splittert sich vor den Dendriten der Zellen des Plex. coeliacus (vom Sympathikus) auf.

Der N. laryngeus sup. versieht (bei Mensch, Affe, Hund, Katze, Kaninchen) den M. cricothyreoideus, der die Stimmbänder spannend die Stimme erhöht (S. 410). Die sämtlichen übrigen Kehlkopfmuskeln werden vom N. laryngeus inf. seu recurrens n. vagi versehen, der erst in der Brusthöhle vom Vagus abgeht, sich hakenförmig auf der rechten Seite um die Art. subclavia, auf der linken Seite um den Aortenbogen schlingt und dann hinter der Trachea auf dem Oesophagus hinauf zum Kehlkopf läuft. Er versieht u. a. auch die Mm. cricoarytaenoidei postici, welche die Atemritze erweitern (S. 410) und daher bei der Inspiration als Hülfsmuskeln fungieren (konkomitierende Atembewegungen [S. 110]). Daß nach Durchschneidung beider Laryngei inf. die Stimme klanglos und rauh wird, ist schon erwähnt. Außerdem versieht der Mn. laryngeus sup. die Kehlkopfschleimhaut mit sensiblen Fasern und stellt daher die sensible Bahn für den Reflexvorgang des Hustens (S. 467) vor.

Weiter enthält der Vagus sensible Fasern und zwar außer für den äußeren Gehörgang (R. auricularis n. vagi) auch für den Schlund, Oesophagus, Trachea, Bronchien, Lungen und Magen. Vom Magen aus vermittelt er gewisse Gemeingefühle, so Hunger, Durst, Sättigungsgefühl. Reizung der sensiblen Vaguszweige in der Schleimhaut der Trachea (insbesondere an ihrer Bifurcationstelle), der Bronchien und Lungen löst, ebenso wie die der Endausbreitungen des Laryngeus sup. in der Schleimhaut des Kehlkopfes oder der Zungenwurzel zu beiden Seiten der Epiglottis (oder die elektrische Reizung des zentralen Stumpfes des Laryngeus sup.) reflektorisch Hustenbewegungen aus, d. h. Verschluß der Stimmbänder durch die Mm. arytaenoidei proprii (transversi et obliqui) und thyreo-arytaenoidei (S. 410), welcher Verschluß durch die Exspirationstöße gesprengt wird (explosiver Stoß). Endlich kann auch durch Reizung des äußeren Gehörganges in der Tiefe sowie häufig von der Nasenschleimhaut aus Husten hervorgerufen werden. Bei dem Reflexvorgang des Schlingens und Schluckens (S. 467) bildet der Vagus neben dem Facialis (und Hypoglossus) die motorische Bahn, insofern er zusammen mit ersterem die Muskeln der Gaumenbögen, der Uvula und den M. constrictor faucium med., sowie für sich allein die Mm. constrictores faucium sup. und inf.

versorgt. Auch Reizung des zentralen Endes des durchschnittenen Laryng. sup. ruft reflektorische Schluckbewegung hervor, die stets von Atembewegung begleitet ist, selbst wenn aus irgend welchen Ursachen Atemnot herrscht.

Folgen der Durchschneidung der Vagi am Halse. Durchneidet man beide Nn. vagi am Halse (wo die verschiedenen Vaguswurzelfasern bereits einen gemeinschaftlichen Verlauf haben) unmittelbar nacheinander, so tritt bei Kaninchen zwischen 20 und 36 Stunden, bei Hunden zwischen 2—5 Tagen, bei Vögeln schon im Laufe von 6—7 Stunden der Tod ein. Es gibt aber zwei verschiedene Arten des Vagustodes: die eine, welche bei jungen Tieren und, was bemerkenswert, auch bei erwachsenen Katzen und Pferden erfolgt, besteht darin, daß die Tiere $1/2$—1 Stunde nach der Vagotomie unter Symptomen sterben, als ob ihnen die Luftröhre bis auf einen kleinen Teil verschlossen wäre: ihr Blut wird dunkelrot bis schwarz.

Die Ursache des Todes junger Tiere nach Durchschneidung der Vagi ist folgende: Während der Inspiration ist der intrapulmonale Druck kleiner als der zeitliche barometrische Druck (S. 115); infolge dessen strömt Luft durch Mund- und Nasenhöhle ein. Ist der Luftstrom ein sehr starker und besteht der Kehlkopf, wie bei jungen Tieren, aus noch nachgiebigen biegsamen Knorpeln, so wird der Kehlkopf und die Stimmritze, innerhalb resp. unterhalb deren der Druck kleiner ist als darüber, zusammengedrückt, und so der Luft der Weg nach der Luftröhre versperrt. In der Norm wird der Verschluß der Stimmritze dadurch verhindert, daß bei jeder Inspiration infolge der konkomitierenden Atembewegungen des Kehlkopfes (S. 110) die Atemritze durch die Mm. cricoarytaenoidei postici, die vom N. recurrens vagi innerviert werden, erweitert wird; nach Durchschneidung der Vagi kann diese aktive Erweiterung der Stimmritze nicht mehr stattfinden. Es gehen daher die Tiere infolge Verschlusses der Stimmritze an Erstickung zu Grunde. Dem entsprechend hat schon Legallois (1812) gezeigt, daß junge Tiere, ebenso wie infolge der Vagotomie, schon nach alleiniger Durchschneidung beider Nn. recurrentes an Erstickung sterben. Bringt man nach der Vagotomie in der Trachea unterhalb des Kehlkopfes ein Loch an, sodaß durch dieses Luft zu den Lungen gelangt, so kann man junge Tiere noch ebenso lange am Leben erhalten, als erwachsene nach Durchschneidung der Vagi.

Dem Vagustode erwachsener Tiere liegen andere Störungen zu Grunde. Während Durchschneidung eines Vagus bei Hund, Katze, Kaninchen und anderen Säugetieren von geringem Einfluß auf die Herz- und Atemtätigkeit ist, sinkt nach Durchschneidung beider Vagi am Halse die Zahl der Atemzüge sehr bedeutend, bei Kaninchen auf 35—20, beim Hunde auf 5—7 in der Min., sodaß ihre Frequenz nur etwa den 6.—4. Teil der Norm beträgt, dagegen sind die Herzschläge viel frequenter als in der Norm, und zwar zeigt sich diese Vermehrung der Herzfrequenz am stärksten bei Mensch, Hund und Katze, weniger ausgeprägt beim Kaninchen. Dabei erfolgen die Atembewegungen mit der äußersten Anstrengung, hochgradig dyspnoisch: die langgedehnte

Inspiration wird bei vielen Tieren pfeifend oder giemend, die Ausatmung kurz und stoßweise (aktiv), sodaß erstere $2^1/_2$ mal so lang dauern kann als letztere. Untersucht man nach eingetretenem Tode die Lungen des vagotomierten Tieres, z. B. des Kaninchens, so findet man besonders die Oberlappen dunkelbraunrot, derb und nicht aufblähbar, sie erscheinen leberähnlich, „hepatisiert, wie man dies bei entzündlichen Affektionen der Lungen, sog. Pneumonien sieht. Aber auch, wenn die Lungenentzündung verhütet wird, tritt nach der Vagotomie meistens der Tod ein.

Gleichwie bei den entzündlichen Veränderungen des Auges nach der Trigeminusdurchschneidung (S. 501), hat man auch die Pneumonie nach der Durchschneidung der Nn. vagi auf die Lähmung der in den Vagi enthaltenen trophischen Fasern zurückführen wollen (neuroparalytische Entzündungstheorie). L. Traube (1846) hat indes nachgewiesen, daß infolge der Durchschneidung beider Vagi, außer der Schlußunfähigkeit der Stimmritze, auch noch der Oesophagus gelähmt ist, sodaß das Hinuntergleiten der aufgenommenen Nahrung und der Maulflüssigkeit unmöglich gemacht ist. Es sammeln sich daher die Futtermassen und die Maulflüssigkeit, beim hungernden Tiere nur die letztere, im Rachenteil des Schlundes an, werden von hier durch die offene Stimmritze in den Kehlkopf und weiter durch die Bronchien in die Lungen aspiriert und rufen dort als Fremdkörper Entzündung hervor, sog. Fremdkörper- oder Schluckpneumonie. Man findet daher in den Luftwegen vagotomierter Tiere entweder Partikel der aufgenommenen Nahrung oder Maulflüssigkeit (Schleim, Plattenepithelien der Maulhöhle, Bakterien). Daher tritt die Pneumonie in gleicher Weise nach Durchschneidung beider Nn. recurrentes und Unterbindung des Oesophagus auf. Legt man aber eine Trachealfistel an und bindet in den unteren Teil der Trachea ein nach dem Kehlkopf zu abschließendes Röhrchen (Tamponkanüle) ein, sodaß das Tier atmen, aber nichts aus der Maul- und Rachenhöhle in die Luftröhre gelangen kann, so sterben die Tiere zwar auch, nur nach etwas längerer Zeit als ohne Trachealfistel, aber man findet die Lungen unverändert und überall aufblähbar. Denselben Erfolg erreicht man nach Steiner, wenn man die vagotomierten Kaninchen auf dem Rücken aufbindet und den Rumpf höher stellt als den Kopf, sodaß die Maulflüssigkeit durch die Nasenlöcher nach außen abfließen kann; nach Pawlow auch, wenn man vor der Vagotomie eine Oesophagusfistel anlegt. Unter günstigen Umständen können, zumal wenn zwischen der einen und anderen Vagotomie mehrere Wochen Zwischenraum gelassen werden, nach Nicolaides Hunde am Leben bleiben (vergl. S. 516).

Einfluß der Nn. vagi auf die Atembewegungen. Daraus, daß nach doppelseitiger Vagotomie die Atmung, wenn auch verlangsamt, vor sich geht, ergibt sich, daß die Vagi die Atembewegungen nicht auslösen, sondern nur den Rhythmus und die Frequenz derselben modifizieren. Auf der anderen Seite wissen wir, daß in der Med. obl. am Boden der Rautengrube sich eine Stelle findet, deren Zerstörung sofortiges Sistieren der Atembewegungen zur Folge hat, der Noeud vital (S. 469): man kann ihn zweckmäßig als „Zentrum der koordinierten Atembewegungen“ bezeichnen. Wie die Untersuchungen von Rosenthal (1862) gelehrt haben, ist

es in erster Linie der Gasgehalt des Blutes, und zwar nach Traube die Größe seines CO_2-Gehaltes, welche die Stärke der Erregung des Atemzentrums bestimmt. Der normale CO_2-Gehalt des die Med. obl. umspülenden Blutes ruft die normale Zahl und Tiefe der Atembewegungen hervor, „Eupnoë"; nimmt der CO_2-Gehalt zu, sei es infolge von Hindernissen für den Luftzutritt oder von Absperrung des arteriellen Blutstromes zum Kopf oder endlich infolge steigenden CO_2-Gehaltes der Inspirationsluft, so werden die Atembewegungen häufiger und zugleich tiefer, „Dyspnoë".

Diese durch den CO_2-Gehalt des Blutes in der Med. oblong. auf das Atemzentrum ausgeübte Erregung kann durch den Willen (Bahnen von der Hirnrinde zum Atemzentrum), sowie durch Reizung zentripetaler Nerven beeinflußt werden. Man kann die Atembewegungen eine Zeit willkürlich sistieren; ist aber dadurch der CO_2-Gehalt des Blutes bis zu einer gewissen Höhe angestiegen, so wird die Erregung des Atemzentrums durch das venös gewordene Blut so mächtig, daß trotz der Hemmung durch den Willen wieder Atembewegungen ausgelöst werden. Daß der Einfluß seitens der Vagi ein zentripetaler ist, ergibt sich daraus, daß, während elektrische Reizung des peripherischen (pulmonalen) Endes vom durchschnittenen Vagus die Atembewegungen unbeeinflußt läßt, Reizung des zentralen (Kopf-) Endes mit schwachen Induktionströmen eine Steigerung der durch die Vagotomie gesunkenen Atemfrequenz und Verminderung der Inspirationstiefe, Reizung mit starken Strömen nach dem Funde von Traube (1847) Stillstand der Atmung in Inspirationstellung zur Folge hat (was aus der unmittelbaren Inspektion des Zwerchfelles nach Eröffnung der Bauchhöhle erhellt). Die schwache Erregung der peripherischen (pulmonalen) Enden der Vagi macht somit die Atembewegungen häufiger, aber weniger ergiebig, dagegen scheinen die nach der Vagotomie aufgenommenen Luftmengen dieselben zu sein wie bei der normalen häufigeren, aber mehr oberflächlichen Atmung. Alle sensiblen und sensorischen (N. opticus, olfactorius u. a.) Nerven wirken bei schwacher bis mäßiger Reizung inspiratorisch: ihre Reizung hat eine Beschleunigung der Atembewegungen und Herabrücken zur Inspirationslage zur Folge. Allein auch nach Durchschneidung der Vagi und aller sensiblen Nerven finden noch rhythmische Atembewegungen statt, wofern das Blut nur frei zu den Lungen und der Med. oblong. strömt und die Verbindung der Med. mit dem Zwerchfell durch die Nn. phrenici erhalten ist, sodaß die Lungenventilation noch vor sich gehen kann, zum Beweise, daß der CO_2-Gehalt des Blutes allein das Atemzentrum anregt und die genannten übrigen Momente nur die Atembewegungen regulieren. Endlich ist im hinteren Vierhügelpaare ein Hemmungszentrum (S. 488) für das koordinierende Atemzentrum der Med. oblong. gelegen.

Sehr starke Reizung der Vagi sowie der sensiblen Nerven hat (Schmerz und) Atemunruhe (unregelmäßige Atembewegungen) zur Folge. Sehr starke Reizung der Trigeminusausbreitungen in der Nasenhöhle (S. 500), des Olfac-

torius und Glossopharyngeus nach Marckwald, der Brust- und Bauchhaut nach Falk (Tauchreflex) führt meistens zum exspiratorischen Stillstand. Eine spezifische Wirkung auf die Atmung hat nur die Reizung des Splanchnicus und des Laryngeus sup. Jener bewirkt nach J. C. Graham eine absolute Hemmung der Inspiration: exspiratorischen Stillstand; der Laryngeus sup. verlangsamt die Atmung, die Inspirationstiefe ist nach Lewandowsky dabei meist vergrößert; der Laryngeus sup. enthält bekanntlich die sensiblen Fasern für den Kehlkopf, deren Erregung den Hustenreflex, also eine Exspirationsbewegung auslöst (S. 467). Den Splanchnicus und Laryngeus sup. kann man auch als „Hemmungsnerven für die Atmung" bezeichnen. Aehnlich dem Laryng. sup. wirkt der Laryng. inf., soweit er sensible Fasern hat (S. 410).

Bemerkenswert ist auch folgende Erscheinung: Führt man dem atmenden Tiere soviel Sauerstoff oder sauerstoffreiche Luft in die Lungen, daß das Blut mit Sauerstoff vollständig gesättigt wird, so sistieren die Atembewegungen bis zu 1 Minute, „Apnoë": werden dann wieder Atembewegungen ausgelöst, so sind die ersten flach und werden erst allmählich tiefer. In solcher Apnoë befindet sich, wie wir später sehen werden, die Frucht (Embryo) im Uterus des Muttertieres. Nach Vagotomie ist Apnoë nur sehr schwer zu erzielen (Gad). Da nach Fredericq in der Apnoë die Zunahme des Blutes an Sauerstoff sehr gering ist, dagegen der Gehalt des Blutes an Kohlensäure sehr beträchtlich, zuweilen bis auf die Hälfte abnimmt, dürfte darin die Ursache der Apnoë gelegen sein. Blut eines apnoïsch gemachten Hundes, einem anderen Hunde zugeleitet, vermag auch bei diesem Apnoë hervorzurufen.

Außer durch den Kohlensäure-Gehalt des Blutes kann das Atemzentrum nach dem Funde von Zuntz und Geppert durch die aus arbeitenden Muskeln vom Blute ausgeschwemmten Stoffe, sog. Stoffwechselprodukte der tätigen Muskeln direkt gereizt werden: dadurch erfolgt die Steigerung der Atemfrequenz (S. 118) und Atemgröße (S. 113), die Arbeitsdyspnoë, welche nicht nur den Mehrverbrauch von Sauerstoff bei der Arbeit deckt, sondern ihn sogar überkompensiert, daher ungeachtet des reichlicheren Sauerstoff-Verbrauches und der gesteigerten Kohlensäure-Bildung der Sauerstoff-Gehalt des arteriellen Blutes noch über den der Ruhe ansteigt und der Kohlensäure-Gehalt des Blutes noch darunter absinkt. Endlich kann das Atemzentrum nach A. Fick auch durch überhitztes Blut (von 40° C.) zu verstärkter Tätigkeit angeregt werden, sog. Wärmedyspnoë; hier treten beschleunigte, sehr oberflächliche Atembewegungen auf, „Poly- oder Tachypnoë".

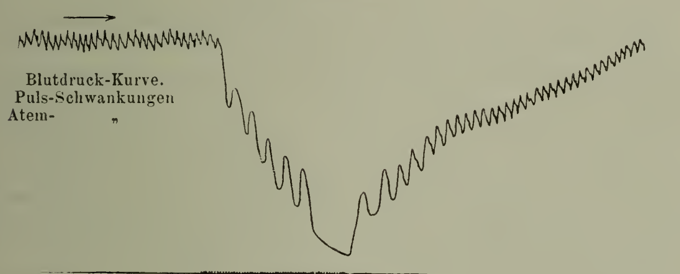
Nach Hering und Breuer besteht eine bemerkenswerte „Selbststeuerung der Atmung durch die Vagi". Künstliches Aufblasen der Lungen hat Aufhören der Inspirationsbewegung zur Folge, künstliche Verkleinerung der Lungen (Heraussaugen von Luft) läßt die gehemmte Inspirationsbewegung wieder eintreten, solange noch die Vagi unversehrt sind. Somit zieht die mechanische Reizung der peripherischen Vagusendigungen durch Aufblähen der Lunge eine Hemmung der Inspiration nach sich, die infolge Nachlassens der Vagusreizung bei der Retraktion der Lungen fortfällt, sodaß die Inspiration wieder zu Stande

kommt. Also hemmt jede Inspiration durch Vermittelung der Vagi gewissermaßen sich selbst. Demnach scheint folgende Auffassung zuzutreffen: Das Atemzentrum befindet sich infolge des CO_2-Gehaltes des Blutes dauernd in Erregung, daher tritt Inspirationsbewegung ein. Da diese von Lungendehnung begleitet ist, werden die pulmonalen Vagusenden gereizt und somit die vom Atemzentrum unterhaltene Inspirationsbewegung gehemmt. Dadurch muß notwendiger Weise (passive) Exspiration eintreten. Indem aber dabei die Lungen sich retrahieren, läßt der Reiz auf die pulmonalen Vagusendigungen und somit die Inspirationshemmung nach; es kommt wieder zu einer Inspirationsbewegung u.s.f. Man hat daher nur nötig mit Lewandowsky im Vagus inspirationshemmende Fasern anzunehmen.

Einfluß der Vagi auf die Herztätigkeit. Während Durchschneidung der Vagi bei Mensch, Katze und Hund eine außerordentliche, bei Kaninchen eine mäßige Beschleunigung der Herztätigkeit zur Folge hat, wird nach der Entdeckung der Gebrüder Weber (1845) durch anhaltende (elektrische, mechanische, chemische) Reizung des peripherischen Stumpfes von dem am Halse durchschnittenen Vagus oder noch besser beider Vagi, beim Menschen nach Czermak auch durch mechanische Reizung (Kompression der Halsgegend) die Herztätigkeit verlangsamt, und bei sehr starker Reizung (Tetanisieren) steht das Herz prall gefüllt in Diastole still. Läßt man mit dem Reiz nach, so fängt das Herz erst langsam, dann wieder schneller zu schlagen an und erlangt binnen kurzem seine frühere Frequenz. Es wird also in der Norm seitens der Vagi auf die Herzbewegung eine Hemmung, eine Regulation ausgeübt, infolge deren das Herz langsamer schlägt: fällt dieser in der Bahn der Vagi zum Herzen geleitete hemmende Einfluß, der sog. Vagustonus, fort, so schlägt das Herz schneller; wird dieser Einfluß noch durch künstliche Erregung der Vagi verstärkt, so verlangsamt sich die Herzaktion noch mehr, und bei sehr starker Reizung ist die Hemmung der Herztätigkeit eine so vollständige, daß das Herz in diastolischen Stillstand gerät. Doch kann man im Versuch am Tier durch anhaltende und stärkste Reizung selbst beider Vagi nicht vollständigen Herzstillstand und den Tod des Tieres herbeiführen. Das Herz durchbricht schließlich die künstliche Hemmung, der Vagus „ermüdet". Dieser Vagustonus kann einmal vom Gehirn aus durch psychische Einflüsse: Angst, Schreck, Zorn etc. gesteigert werden und dann durch Vagusreizung zu einem meist schnell vorübergehenden Herzstillstand führen, der einen Ohnmachtsanfall zur Folge hat; ebenso infolge von Blutdrucksteigerung in der Schädelhöhle oder infolge der Absperrung der arteriellen Blutzufuhr zur Schädelhöhle, und zwar hier auf dem Wege der direkten Reizung des Herzhemmungszentrums der Med. oblong. (S. 470) durch CO_2-reiches Blut; endlich reflektorisch durch Erregung fast aller sensibler Nerven und gewisser Nerven der Bauchhöhle (Splanchnicus, Bauchsympathikus, S. 530). Diese Hemmungswirkung des Vagus erstreckt sich im einzelnen auf alle vier Grundvermögen der Herzmuskelsubstanz: automatische Reiz-

erzeugung, Reizbarkeit, Reizleitungsvermögen und Kontraktilität. Man kann sie daher nach Engelmann unterscheiden als eine chronotrope Wirkung, die, auf das Sinusgebiet gehend, die Schlagfrequenz vermindert, eine bathmotrope, welche die Reizbarkeit, den Schwellenwert natürlicher oder künstlicher Reizung herabsetzt, die dromotrope, die, auf die Muskelbrücken zwischen den einzelnen Herzabteilungen gehend, die Reizleitung bis zur „Blockierung" herabsetzt, und schließlich die inotrope Wirkung, welche die einzelne Kontraktion in ihrer Kraft, Größe und Dauer schwächt und besonders auf die Vorkammern, in geringerem Grade auf die Kammern sich erstreckt. Doch können diese Wirkungen auch an jeder Herzabteilung sich geltend machen.

Fig. 94.



Vagus-Reizung durch Tetanisieren.

Jede Hemmungswirkung auf das Herz führt (S. 72) zu einem Absinken des Blutdruckes (Fig. 94). Die Wirkung der beiderseitigen Nerven ist meist ungleich, beide Nerven wirken stärker als einer. Die Wirkung der Vagi wird durch Druckerhöhung in der Kammer herabgesetzt (Ludwig und Luchsinger); sie wird aufgehoben durch Atropin und Kurare in starker Dosis, welche die Vagusendigungen lähmen. Muskarin bewirkt, auch nach Durchschneidung der Vagi, Herzstillstand in Diastole, vermutlich durch Reizung der Vagusendigungen. Atropin hebt die Muskarinwirkung auf und umgekehrt. Reizend wirkt ferner (nach vorübergehender Lähmung) Nikotin, das auch die Kurarewirkung aufhebt.

Einfluß der Vagi auf Magen und Darm. Die Bewegungen der Magenmuskulatur, deren Ablauf wir bereits bei der Magenverdauung (S. 152) kennen gelernt haben, werden vom N. vagus beeinflußt, wenigstens sieht man beim Tetanisieren des peripherischen Vagusstumpfes bei einem gefütterten Tier den Magen in lebhafte Kontraktionen geraten; bei nüchternen Tieren bleibt indes diese Wirkung häufig aus. Nach Openchowski werden der Cardia des Magens sowohl für den Schluß als für die Oeffnung Fasern durch die Vagi zugeführt. Auch der Dünndarm gerät bei Reizung der peripherischen Vagusenden zuweilen in seiner ganzen Ausdehnung in peristaltische Bewegung (S. 529). Daß die Vagi zur Sekretion

des Magensaftes in Beziehung stehen, erhellt daraus, daß die psychische Sekretion (S. 144) auf Reizung durch Speisen oder der Nasenhöhle durch Speisegerüche, „Appetitsaft“, nach Durchtrennung der Vagi fortfällt, nicht aber die reflektorische. Nach Pawlow ruft Reizung des peripherischen Vagusendes mit seltenen Induktionschlägen Absonderung eines Magensaftes hervor, der sich vom normalen Verdauungsaft nur durch einen Mindergehalt an Säure unterscheidet. Das Rindenzentrum für die psychische Sekretion soll im vorderen Teil des Gyrus sigmoideus liegen. Auch soll der Sympathikus sekretorische Fasern für den Magen abgeben. Auch für das Pankreas enthalten nach Pawlow die Vagi sekretorische Fasern, daneben hemmende und gefäßerweiternde und -verengende Fasern. Da zum Erbrechen (S. 156) außer der Wirkung der Bauchpresse auch die aktive Beteiligung der Magenmuskulatur, insbesondere der den Pylorus verschließenden Ringfasern und der die Cardia eröffnenden Längsfasern erforderlich ist, so erfolgt nach Durchschneidung der Vagi das Erbrechen nur unvollkommen.

Endlich soll der Vagus noch gefäßverengende Fasern für Herz, Magen und Dünndarm enthalten. Die Störung der Magenverdauung soll nach Pawlow der Grund sein, weshalb doppelseitig vagotomierte Tiere, auch wenn durch eine Oesophagusfistel die Pneumonie verhindert wird, meist zu Grunde gehen. Anlegung einer Magenfistel und sorgfältige Ernährung der Tiere nur durch die Fistel vermag meistens die Hunde am Leben zu erhalten.

Von der bemerkenswerten, den Blutdruck herabsetzenden Wirkung des N. depressor, der nach Ludwig und Cyon bei Kaninchen, Hund und Pferd aus dem Winkel entspringt, den der N. laryngeus sup. mit dem Vagusstamm bildet, und als R. cardiacus n. vagi zum Herzen geht, wird zweckmäßiger bei dem die Gefäßinnervation beherrschenden Sympathikus die Rede sein (S. 525).

Sympathisches Nervensystem.

Allgemeine Einteilung und Anordnung.

Der Sympathikus besteht aus zahlreichen zentrifugalen Neuronen, die der Innervation des Herzens, der glatten Muskeln und des Drüsengewebes des ganzen Körpers dienen, wenn schon nicht von allen Drüsengeweben und noch weniger von aller glatten Muskulatur bewiesen ist, daß sie sympathische Fasern erhalten. Der Sympathikus entspringt aus dem Zentralnervensystem und zwar nach Langley aus verschiedenen Abschnitten desselben in vier gesonderten (autonomen) Systemen.

Die allgemeine Anordnung der Fasern ist in allen Systemen die gleiche. Die aus dem Zentralnervensystem stammende markhaltige Faser, die ihre Zelle in der grauen Substanz desselben hat, zieht in einem Hirn- oder Rückenmarknerven zu einem sympathischen Ganglion, seltener zum perihherischen Organ selbst, um dort zu endigen und mit dem eigentlichen sympathischen Neuron in Kontakt zu treten. Die Endbäumchen der zentralen, „präzellularen oder präganglionaren Faser“ (Langley) umspinnen die sympathische

Zelle, deren meist markloser Neurit, die „postzellulare oder postganglionare Faser“, Remak'sche Faser (S. 422), direkt, ohne nochmalige Zellunterbrechung zum peripherischen Endorgan (Muskelzelle, Drüsenzelle) zieht. Eine (zentrale) präzellulare Faser kann, durch mehrere Ganglien laufend, mit mehreren Zellen durch Kollateralen in Verbindung treten; aber zwischen präzellularer Faser und Endorgan liegt immer nur eine sympathische Zelle, zwischen Zentralnervensystem und peripherischem Organ nur ein sympathischer Neuron. Dies haben Langley und Dickinson mit Hülfe des Nikotins bewiesen, das in die Blutbahn injiziert oder auf ein Ganglion aufgebracht die Uebertragungsstelle zwischen Endbäumchen und sympathischer Zelle lähmt, sodaß Reizung der präzellularen Faser wirkungslos ist, während bei Reizung der postzellularen Fasern der Erfolg (Kontraktion, Sekretion) prompt eintritt.

Das sympathische System im engeren Sinne setzt sich zusammen aus den beiden auf den Rippenköpfchen symmetrisch aufliegenden Grenzsträngen (Brust- und Bauchteil), bestehend aus vertebralen Ganglien; seine Fortsetzung nach oben bildet den Halsteil mit 2—3 Halsganglien (Ganglion cervicale sup., inf., häufig auch noch ein med.); hierzu kommen noch die prävertebralen Eingeweide-Ganglien: die Ganglien, die den Plexus solaris zusammensetzen (Gangl. coeliacum, mesenteric. sup., renale, suprarenale u. s. w.) und das Ganglion hypogastric. (s. mesenteric. inf.). Der (eigentliche) Sympathikus entspringt aus dem Rückenmark (wahrscheinlich aus einem Teil der lateralen Strangzellen) vom 1. Thorakal- bis 5. Lumbalnerven (bei den verschiedenen Tieren etwas verschieden), indem jeder Spinalnerv einen weißen R. communicans abgibt, dessen Fasern als „praezellulare“ in einem Ganglion des Grenzstranges selbst oder in einem prävertebralen oder einem der peripherischen Ganglien des Sympathikus mit der Zelle des sympathischen Neurons in Kontakt treten. Von der Zelle geht der Neurit die „postzellulare Faser“ zu den Eingeweiden, entweder direkt, oder indem sie sich peripherischen Kopf- bezw. Rückenmarknerven anschließt, mit denen sie gemeinsamen Verlauf nimmt. Die vertebralen Ganglien der Sympathikus-Kette geben postzellulare Fasern durch die grauen Rami communicantes zu den Spinalnerven ab und versorgen die Gebilde der Haut (Arrectores pili, Schweißdrüsen, Blutgefäße) im Verbreitungsgebiet dieser Nerven. Alle anderen Ganglien sind ausschließlich für die Eingeweide bestimmt und schicken keine Fasern zur Haut durch die Spinalnerven. Eine Sonderstellung nimmt in dieser Beziehung das Ganglion cervic. supr. ein, das postzellulare Fasern sowohl zu Spinalnerven (den ersten drei Cervikal- und verschiedenen Kranialnerven) als auch für die inneren Gebilde des Kopfes (mit der Carotis externa) abgibt, und ferner das Gangl. stellatum, das postzellulare Fasern ebenfalls sowohl zu Spinalnerven (drei cervikale bis drei oder vier thorakale) als auch zum Herzen (vielleicht auch Lungen) abgibt. Diese Ganglien geben also nach Langley sowohl Eingeweide- als auch Hautnerven ab.

Außer diesem eigentlichen Sympathikus gibt es ein zweites sympathisches (autonomes) System, das aus dem Mittelhirn entspringt; die präzellularen Fasern treten im III. Nerven aus und endigen im Gangl. ciliare (S. 487); hier beginnt der sympathische Neuron, dessen Neurit als kurzer Ciliarnerv zum Sphincter iridis und zum Ciliarmuskel geht.

Ferner entspringt ein drittes System, das bulbäre, aus dem Kopfmark, dessen präzellulare Fasern im VII., IX. und X. Gehirnnerven austreten und die schon besprochenen Haut- und Eingeweidewirkungen dieser Nerven verursachen (s. dort).

Und schließlich entspringt ein viertes System, das sakrale, aus dem Sakralmark, dessen Fasern im 1. bis 3. Sakralnerven austreten und durch den N. erigens zu Rektum, Anus und den äußeren Geschlechtsorganen ziehen.

Die Wirkung dieser drei Systeme ist nach Langley mehr regionär. Das bulbäre, kann man im allgemeinen sagen, versorgt den vorderen Teil des Verdauungstraktus, vom Mund bis Kolon descendens einschließlich, und die zugehörigen Organe (Speicheldrüsen, Lungen, Leber, Pankreas); ferner das Herz und durch Zweige, die die Carotis ext. begleiten, die Schleimhäute von Mund, Nase, Pharynx. Das sakrale System versorgt den hinteren Teil des Verdauungstraktus, Colon descendens, Rektum, Anus, äußere Geschlechtsorgane. Das eigentliche sympathische System greift aber auch in diese Gebiete über und versorgt also den ganzen Körper. Dabei ist zu bemerken, daß die zentrifugalen Fasern dieser Systeme nicht blos motorische und sekretorische Fasern sind, sondern auch hemmende; solche finden sich besonders für das Herz, ferner für den Darm, für die Harnorgane und für die äußeren Geschlechtsorgane.

Die Ganglienzellen des Sympathikus haben nicht so viele Dendriten als die des Gehirns und Rückenmarks (Fig. 84, S. 446), die postzellularen Nervenfasern entbehren zum größten Teil der Markscheide (Remak'sche Fasern [S. 422]).

Die Funktionen im Besonderen.

Halssympathikus.

Einfluß auf die Pupille und auf das Auge. Durchschneidet man den Sympathikus beim Kaninchen am Halse (beim Kaninchen verläuft der Sympathikus getrennt vom Vagus, während bei Hund und Katze beide in eine gemeinschaftliche Scheide eingeschlossen sind), so beobachtet man, daß auf der verletzten Seite die Pupille bis zur Größe eines Stecknadelknopfes sich verengt (Petit, 1722). Tetanisiert man nun das peripherische (Kopf-) Ende des Sympathikus, so erweitert sich die Pupille ad maximum (Valentin, 1839). Diese Erscheinung tritt am deutlichsten im Dunkeln auf, weil die Pupille im Hellen schon ein wenig verengt ist. Der Oculomotorius innerviert durch Vermittelung des Ciliarganglions (S. 487) den Sphincter pupillae (M. circularis iridis) und

verengt daher die Pupille. Andererseits gehen Fasern vom Plexus caroticus ext. des Sympathikus direkt (ohne an das Ganglion ciliare heranzutreten) zum Teil mit den Nn. ciliares longi zum M. dilatator pupillae (radialis iridis), den Antagonisten des Sphincter pup. Durchschneidet man den Oculomotorius oder reizt man den Sympathikus, so erweitert sich die Pupille; durchschneidet man den Sympathikus oder reizt man den Oculomotorius, so verengt sich die Pupille. Daraus geht hervor, daß jeder der beiden Nerven den von ihm versorgten Muskel in einem dauernden mäßigen Kontraktionzustande, in einem Tonus erhält, sodaß, wenn man den einen Nerv durchschneidet, die Kontraktion des vom anderen Nerven versorgten Muskels das Uebergewicht erlangt. Die pupillenerweiternden Nerven stammen aus Zellen des Halsmarkes (wahrscheinlich bis zum Kopfmark), treten als präzellulare Fasern durch die obersten 3 Thorakalnerven aus und steigen im Halssympathikus aufwärts bis zum Gangl. cervic. sup. Hier endigen sie um Zellen des sympathischen Neurons, deren Neuriten als postzellulare Fasern zum Auge ziehen. Das Zentrum für den M. dilatator pupillae: Centrum cilio-spinale haben wir schon unter den Zentren des verlängerten Marks (S. 471) kennen gelernt. Das Zentrum ist ein paariges, denn man kann das Halsmark in der Medianlinie durchschneiden, ohne daß diese Wirkung aufhört.

Unter den Mitteln, die künstlich die Pupille erweitern, unter den sog. Mydriaka steht obenan das Atropin, das Alkaloid der Tollkirsche, das die Endigungen der vom Ciliarganglion abgehenden Nn. ciliares breves (mit dem Ganglion treten die Endigungen der Oculomotoriusfasern in Kontakt [S. 487]) im Sphinkter iridis lähmt; zu denjenigen, welche die Pupille verengern, den sog. Miotika gehört das Alkaloid der Kalabarbohne (Physostigmin, das nach P. Schultz die Endigungen der Nn. ciliares breves im Sphinkter iridis reizt), das Muskarin und das Morphium. Der Verengerung der Pupille bei starkem Lichtreiz (S. 487), bei der Akkommodation, bei der Bewegung des Auges nach einwärts d. i. nasalwärts (S. 492), auf Reizung der Vierhügel (S. 487) ist schon früher Erwähnung geschehen. Vermehrung der Blutfülle (Hyperämie) der Irisgefäße hat geringe Verengerung, Abnahme der Blutfülle (Anämie) hat geringe Erweiterung der Pupille zur Folge. Ebenso erweitert sich die Pupille bei starker Muskelarbeit und auf sensible Reizung, besonders wenn dieselbe bis zur Schmerzempfindung gesteigert wird. Bei der Erstickung und daher auch kurz vor Eintritt des Todes erweitert sich die Pupille, indem durch das dyspnoïsche Blut das Zentrum cilio-spinale stark gereizt wird.

Die Membrana orbitalis, die bei Tieren die Augenhöhle von der Schläfengrube abgrenzt, enthält zahlreiche glatte Muskelfasern (M. orbitalis). Auch die derselben entsprechende Membran der Fissura orb. inf. beim Menschen hat eine meist der Länge nach durch die Spalte verlaufende Muskelschicht. Ferner haben beide Lider glatte Muskelfasern, durch die sie verschmälert werden. Auch die Tenon'sche Kapsel enthält glatte Muskelfasern. Alle diese Muskeln werden nach H. Müller vom Halssympathikus versorgt, bei Tieren auch noch der Retractor palpebrae tertiae (membranae nictitantis) am nasalen Augenwinkel. Reizung des Sympathikus erweitert daher auch die Lidspalte, drängt den Bulbus

hervor und zieht die Palpebra tertia in den Augenwinkel zurück. Durchschneidung des Sympathikus verengt die Lidspalte (Ptosis sympathica); zugleich sinkt der Bulbus tiefer in die Augenhöhle zurück, die Palpebra tertia fällt wieder über den Bulbus vor.

Nach Langley und Sherrington enthält der Halssympathikus auch pilomotorische Fasern, deren Erregung (bei Katze, Affe) die Haare am Kopf und Gesicht zum Sträuben bringt; beim Igel werden entsprechend die Stacheln aufgerichtet.

Vasomotorische Wirkung. Der Halssympathikus enthält ferner nach der Entdeckung von Cl. Bernard (1851) vasokonstiktorische Nerven für die entsprechende Kopfhälfte. Durchschneidet man daher den Halssympathikus, so erweitern sich die Gefäße der betreffenden Kopfhälfte ad maximum, insbesondere wird das Ohr blutüberfüllt und infolge der reichlicheren Durchströmung mit Blut steigt die Temperatur dieser Kopfhälfte; ein in den äußeren Gehörgang eingesetztes Thermometer kann daher auf der Seite der Durchschneidung bis 6° mehr zeigen als auf der unversehrten. Hieraus ergibt sich, daß die Muskeln der Kopfgefäße in der Norm, in einem Zustand mäßiger Kontraktion, in einem Tonus erhalten werden. Reizt man das peripherische (kapitale) Ende des durchschnittenen Halssympathikus, so verengern sich die Gefäße außerordentlich stark, und infolge der nunmehr spärlichen Blutzufuhr sinkt die Temperatur dieser Kopfhälfte. Diese Wirkung erstreckt sich, wie Donders an trepanierten Tieren gefunden hat, auch auf die Gefäße des Hirns und der Hirnhäute. Neben den vasokonstriktorischen Fasern kommen auch vasodilatorische (S. 526) vor. Wie Dastre und Morat zuerst fanden, bewirkt Reizung des Halssympathikus beim Hunde Gefäßerweiterung und damit lebhafte Rötung der Schleimhaut an Lippen, Zahnfleisch, Wangen, hartem Gaumen, Nase und der benachbarten Hautteile.

Sekretorische Wirkung. Weiter führt der Halssympathikus auch Sekretionsnerven für die Speicheldrüsen. Unter spezifisch sekretorischen Nerven versteht man, seit C. Ludwig's bahnbrechender Entdeckung an der Unterkieferdrüse (1851), solche Nerven, deren Erregung direkt durch ihre Einwirkung auf die tätigen Drüsenzellen die Sekretion quantitativ oder qualitativ ändert, ohne daß sich diese Modifikationen nur auf Einflüsse vermehrter oder verminderter Blutströmung zurückführen lassen. Die Submaxillardrüse hat zwei sympathische Sekretionsnerven, einen vom bulbären System, der vom Glossopharyngeus stammt (S. 501) und in der Bahn der Chorda tympani vom Facialis zur Drüse zieht, und ferner einen zweiten vom Hals-Sympathikus stammenden. Obschon die Chorda auch die gefäßerweiternden, der Sympathikus die gefäßverengernden Fasern führt, ließ sich doch zeigen, daß der Einfluß der sekretorischen Nerven auch unabhängig von der Beschleunigung oder Herabsetzung der Blutströmung stattfindet. Im Gegensatz zu der reichlichen Sekretion eines dünnflüssigen Speichels auf Reizung der Chorda tympani oder des Lingualisstammes

(S. 503), sezerniert die Unterkieferdrüse des Hundes auf Reizung des Halssympathikus nach Eckhard (1860) einen spärlichen zähen dickflüssigen und klumpigen Speichel, der viel Schleimkörperchen und Gallertklümpchen und bis zu 6 pCt. an Trockensubstanz enthält. Ebenso besitzt die Parotis zwei sekretorische sympathische Nerven, einen vom bulbären (autonomen) System, der vom Glossopharyngeus abgeht (S. 506), und einen vom Halssympathikus. Reizt man den Halssympathikus für sich allein, so erhält man von der Parotis keine Absonderung. Daß indes der Halssympathikus auch auf die Parotis nicht blos vasomotorisch wirkt, ergibt sich aus dem Funde Heidenhain's, wonach, obschon es zu keiner sichtbaren Abscheidung von Speichel kommt, doch die Drüsenzellen der Parotis bei Reizung des Halssympathikus eine morphologische Veränderung zeigen; wir haben derselben schon oben (S. 140, Fig. 32, 33) gedacht: was dort als „tätige Parotis" bezeichnet ward, ist nichts anderes als das Aussehen der Drüsenzellen bei Reizung des Halssympathikus, die doch keine sichtbare Speichelsekretion zur Folge hat. Ferner hat Heidenhain gezeigt, daß das auf Reizung des zerebralen Drüsennerven (N. Jacobsoni vom N. glossopharyngeus [S. 506]) gelieferte, an organischen Bestandteilen arme Sekret eine Zunahme seiner organischen Stoffe zeigt, sobald mit der Reizung des zerebralen Nerven die des Sympathikus verbunden wird. Somit ist der Halssympathikus ein Sekretionsnerv sui generis, der nicht die Abscheidung des Wassers und der Salze, sondern nur die der organischen Stoffe des Sekrets beherrscht. Im Nervenkern des Glossopharyngeus in der Medulla oblongata (S. 468) haben wir weiter das funktionelle Zentrum für die bulbären Sekretionsfasern jener Drüsen gefunden; nach Grützner haben auch die halssympathischen Absonderungsnerven ihr Zentrum in der Medulla oblongata. Die normalen Erregungen fließen diesen Zentren von den sensiblen und Geschmacksnerven der Mundhöhle (Trigeminus [S. 500] und Glossopharyngeus [S. 506] zu, aber auch von den sensiblen Nerven des Magens aus (Einführen von Essig oder Pfeffer in den Magen) und zwar in den Bahnen der Nn. vagi: ja sogar von denen des übrigen Darmkanals (Reizung seitens Eingeweidewürmer) kann reflektorisch Speichelsekretion angeregt werden. Durschneidet man die Chorda, so stockt zunächst die Absonderung vollständig, beginnt aber nach 24 bis 28 Stunden wieder, um zusehends stärker zu werden und mehrere Wochen hindurch anzuhalten. Diese von Cl. Bernard zuerst beobachtete „paralytische Sekretion" kommt vielleicht so zustande, daß nach Fortfall des Nerveneinflusses die Drüsenzellen durch den Reiz ihrer Stoffwechselprodukte oder durch den Blutreiz „automatisch" tätig werden (S. 463).

Für die Drüsen der Nasenschleimhaut enthält der N. trigeminus und das Gangl. spheno-palatinum sekretorische Fasern (Heidenhain u. a.): auf Reizung dieses wird das Sekret zäh, schleimig und opalisierend, auf Reizung jenes klar, nicht fadenziehend. Für die Orbitaldrüse (des Hundes und der Katze) ent-

hält ein Zweig des N. buccinatorius vom Trigeminus (S. 501) den sekretorischen Nerven; für die Tränendrüse der N. facialis (S. 503).

Brust- und Bauchsympathikus (Grenzstrang).

Innervation des Herzens. Ein ausgeschnittenes Frosch- oder Krötenherz kann, wenn es nur vor Verdunstung geschützt wird, noch mehrere (2—5) Tage spontan und rhythmisch pulsieren. Es muß also die Anregung zu den Herzkontraktionen, durch welche Reize auch immer dieselbe gegeben werden mag (S. 35), im Herzen selbst ihren Sitz haben. Bis vor kurzem nahm man an, daß diese Anregung von den im Herzfleisch gelegenen sympathischen Ganglien, daher „automatische Ganglien" genannt, ausgeht. Von solchen Ganglien sind zwei Gruppen nachgewiesen: die eine, der von Remak (1844) entdeckte Ganglienhaufe liegt an der Einmündungstelle der großen Venen in das Herz, in der rhythmisch pulsierenden Enderweiterung der Hohlvenen, dem Sinus venosus des Froschherzens, der andere von Bidder (1752) gefundene Ganglienhaufe in der Atrioventrikularfurche.

Diese Ganglien entsenden kurze Nervenfäden, durch die einerseits die Leitung zu den Muskelfasern, andererseits die Verbindung der Ganglien untereinander vermittelt wird. Bei den Säugetieren scheinen die Ganglien im Vorhofseptum das Analogon der Sinusganglien vom Frosch zu sein. Auf die Beziehungen der beiden Ganglien zur Anregung der Herzpulsationen scheinen die Stannius'schen Versuche (1852) einiges Licht zu werfen.

Bindet man den Sinus venosus durch eine Ligatur vom übrigen Herzen ab (1. Versuch), so steht dies prall gefüllt in Diastole still, und nur der Sinus setzt seine rhythmischen Pulsationen fort. Wird nun der Vorhof oder der Ventrikel mechanisch gereizt, so erfolgt eine Pulsation, dann steht das Herz wieder still, und es bedarf nunmehr eines neuen Reizes, um wieder eine Pulsation auszulösen. Legt man aber die Ligatur an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels an (2. Versuch), so fängt der Ventrikel wieder rhythmisch zu pulsieren an, während die Vorhöfe nach wie vor in Ruhe bleiben oder es schlagen Ventrikel und Vorhöfe weiter.

Danach könnten die im Sinus gelegenen Ganglien das eigentliche automatische (excitomorische) Zentrum für die Herzpulsation bilden, von dem aus alle pulsierenden Herzteile: der Sinus, die Vorhöfe und der Ventrikel erregt werden, daher nach Abbinden des Sinus vom übrigen Herzen dieses zur Ruhe kommt, während der Sinus noch weiter pulsiert. Wird nun eine Ligatur an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels angelegt oder nach H. Munk in der Gegend der Atrioventrikularfurche mit einer Nadel gestochen, so wirkt dies als starker Reiz auf die hier gelegenen Ganglien und löst rhythmische Pulsationen der mit ihnen noch in unversehrter Verbindung stehenden Nerven- und Muskelfasern des Ventrikels bez. auch des Vorhofes aus. Danach könnte man den Bidder'schen Ganglienhaufen als „accessorisches oder reflektorisches Zentrum" der Herzinnervation auffassen. Den ersten Stannius'schen Versuch hat man auch (Heidenhain u. a.) als Reizwirkung hemmender Vagusfasern oder besonderer Hemmungszentra erklärt.

Das nach einem unterhalb der Atrioventrikulargrenze geführten Schnitt hinterbleibende Herzstück, „Herzspitze", beginnt rhythmisch zu pulsieren, wenn es nach Eckhard mit konstanten Strömen gereizt oder nach Tschirjew unter hohen Druck gesetzt wird. Jeder äußere Reiz erzeugt nach Kronecker, sobald er sich wirksam erweist, stets maximale Kontraktion (S. 35). Die rhythmischen Pulsationen der Herzspitze werden durch Absperrung der Sauerstoffzufuhr oder Zuleitung von Kohlensäure resp. Wasserstoff, ebenso durch Zuleitung von 0·6proz. NaCl-Lösung sistiert (Scheintod bez. Erschöpfung), während Zufuhr neuen Nährmaterials (außer Sauerstoff noch Blutserum oder gewisse Nährsalze, S. 43) Restitution bewirken. Nun finden sich aber in einer solchen „Herzspitze" keine Ganglien, ferner schlägt das Herz des Embryos schon zu einer Zeit rhythmisch (beim Menschen nach Ed. Pflüger schon in der dritten Woche), wo keine Ganglien nachweisbar sind, endlich wachsen die Nerven und Nervenzellen embryologisch aus dem Sympathikusstamm ins Herz hinein (His jun.). Alles dies spricht mit Wahrscheinlichkeit für die von Engelmann nachdrücklich vertretene Auffassung, daß bei der Erzeugung des normalen Rhythmus die Ganglien außer Spiel sind, zumal auch abgetrennte Stücke der Hohlvenen des Frosches, in denen Ganglienzellen nicht nachweisbar sind, spontan und rhythmisch pulsieren. Wahrscheinlich kommen den Ganglienzellen nutritive und reflexvermittelnde Funktionen zu. Schon früher angeführte (S. 34) Beobachtungen sprechen dafür, daß die rhythmischen Impulse von den großen Venenstämmen am Sinus ausgehen. Lokale Erwärmung an diesen Stellen hat Zunahme der Herzfrequenz zur Folge, während Erwärmung an den Vorkammern und Kammern die Herzfrequenz nicht beschleunigt, was doch der Fall sein müßte, wenn Ganglienzellen die Herzkontraktionen auslösten, da solche sich ja sowohl in den Vorkammern als auch in den Kammern finden.

Nach dieser myogenen Theorie (Engelmann, Gaskell) ist der Ursprungsort der normalen Herzpulsationen die Muskulatur des Venensinus, von der aus „peristaltisch" durch muskuläre Leitung sich die Kontraktionswelle über Vorhof und Ventrikel fortpflanzt. Innerhalb der einzelnen Herzabschnitte (Venensinus, Atrium, Ventrikel) findet die Leitung sehr rasch statt, sodaß jeder Abschnitt sich als ein Ganzes kontrahiert. An der Grenze derselben dagegen findet in den verbindenden Fasern eine Leitungsverzögerung statt wegen des mehr embryonalen Charakters dieser Zellen („Blockfasern"). Der erste Stannius'sche Versuch stellt nach dieser Theorie eine Ausfallserscheinung vor, in dem der den normalen Rhythmus erzeugende Reizort abgebunden wird. Die nach der zweiten Stannius'schen Ligatur auftretenden rhythmischen Pulsationen erklären sich durch Reizung der Blockfasern. Diese haben sich eben wegen ihres mehr embryonalen Charakters die Fähigkeit zu automatischer auf Reizung rhythmischer Tätigkeit in höherem Maße bewahrt als Atrium und Ventrikel (zukommt diese Fähigkeit aber auch ihnen), in geringerem Maße aber als die Venensinusmuskulatur, welch letztere daher normalerweise die Reize für die rhythmische Herztätigkeit abgeben.

An das Herz treten heran und gehen in das Herz hinein Nerven, welche die vier Grundvermögen der Herzmuskulatur: automatische Reizerzeugung, Reizbarkeit, Reizleitungsvermögen und Kontraktilität modifizieren. Daß die Med. oblong. die Schlagzahl des Herzens herabsetzt und eine hemmende oder verzögernde und schwächende Wirkung auf die Herzaktion ausübt (S. 470), und daß dieser Einfluß in den Bahnen der Nn. vagi zum Herzen abläuft (514), und wie er im einzelnen zustande kommt, haben wir bereits gesehen. Diese Fasern gehören dem bulbären (autonomen) System an.

Außer diesen Hemmungsnerven für die Herzbewegung gibt es noch Beschleunigungsnerven für die Herzaktion. Reizung der Med. oblong. bei durchschnittenen Nn. vagi (S. 470) oder des unteren Teils vom durchschnittenen Halsmark beim Kaninchen hat nach v. Bezold (1862) und Cyon eine Beschleunigung der Herztätigkeit (positiv-chronotrope Wirkung [S. 514]), zumeist gleichzeitig eine Zunahme des Umfanges der Herzkontraktionen (positiv-inotrope Wirkung) zur Folge; daneben kann es auch zu einer positiv-dromotropen und positiv-bathmotropen Wirkung kommen. Reizung dieser Nerven läßt also alle Wirkungen positiv erscheinen, welche bei Reizung der Vagi als negative auftreten. Daher nennt man diese Nerven, im Gegensatz zu den Vagi als inhibitorischen Nerven, auch richtiger augmentatorische Nerven. Diese direkten Beschleunigungsfasern, „Nn. accelerantes cordis", deren Zentrum in der Medulla oblongata liegt, laufen durch das Halsmark, treten durch die 5 obersten Thorakalnerven aus und durch deren Rami communicantes an das Ganglion stellatum und cervicale inf. heran, die mehrere Rami cardiaci zum Herzen senden. Diese Fasern gehören also dem eigentlichen Sympathikus an. Die Nn. accelerantes sind, im Gegensatz zu den hemmenden (Vagi), nicht tonisch erregt. Dagegen sind sie reflektorisch erregbar durch schwache sensible Reize, intrapulmonale Drucksteigerung bei forzierter Atmung (Sprechen, Singen, Husten). Jede Steigerung des Blutdrucks, also auch des intrakardialen Drucks, gleichviel, wodurch dieselbe bedingt ist, hat bei unversehrten Herznerven eine Abnahme der Herzfrequenz, jede Senkung des Blutdrucks eine Zunahme der Herzfrequenz zur Folge (S. 72).

Vasomotorische Wirkung. Wie der Halsteil für die Kopfgefäße, so enthält der Brustteil des Sympathikus für die Gefäße der Brust- und Baucheingeweide die vasomotorischen Nerven, und diese letzteren treten vom Sympathikus großenteils in der Bahn der Nn. Splanchnici (major et min., aus dem Rami communic. des 4. bis 9. Dorsalnerven entstehend) ab, welche die Vasomotoren für den Magen, den ganzen Darm, die Leber, das Gekröse, die Nieren, Milz u. a. m. führen. Durchschneidet man daher die Splanchnici, so erweitern sich die Gefäße der Unterleibsorgane außerordentlich, und indem nun ein beträchtlicher Teil des Körperblutes in den Gefäßen der Unterleibsorgane sich anhäuft, sinkt die Blutfülle und

damit auch die Spannung im übrigen Körper. Daher ein in die Carotis oder Femoralis eingesetztes Manometer ein erhebliches Absinken des Blutdrucks zeigt, sobald die Splanchnici durchschnitten werden. Tetanisiert man umgekehrt den peripherischen Stumpf der durchschnittenen Splanchnici, so verengern sich die Gefäße der Unterleibsorgane ad maximum, nach Mall auch der Pfortaderstamm, unter Umständen bis zum Verschwinden der Gefäßlichtung, es zirkuliert somit wenig Blut in den Organen der Bauchhöhle, es kommt im übrigen Körper zu einer stärkeren Füllung der Blutgefäße, und damit steigt der Blutdruck in den großen Körperarterien an. Eine Steigerung des Blutdrucks hat aber, wie wir sahen (S. 524), eine verminderte Schlagzahl des Herzens zur Folge, und so verlangsamt der Sympathikus indirekt die Frequenz des Herzschlages.

Dieselben Wirkungen auf die Gefäße und das Herz kann man auch vom Kopfmark aus erhalten; hier liegt, wie wir gesehen haben (S. 470), das Zentrum für die gesamten vasomotorischen Nerven, das „dominierende Gefäßzentrum". Durchschneidet man das Kopfmark unterhalb des Atemzentrums, so daß das Tier am Leben bleibt, so erweitern sich die Gefäße des gesamten Körpers, sodaß es dadurch zu einer noch viel stärkeren Erniedrigung des Blutdruckes kommt, als wie nach Splanchnicusdurchschneidung. Daraus ergibt sich also, daß der Gefäßtonus vom vasomotorischen Zentrum in der Med. oblong. unterhalten wird; sobald die Verbindung dieses Zentrums mit den vasomotorischen Nerven gelöst wird, läßt die tonische Erregung nach, es erweitern sich die kleinen Arterien und Venen, und infolgedessen nimmt die Füllung und Spannung in den großen Körperarterien ab, der Blutdruck sinkt rapide. Wird umgekehrt die Med. oblong. elektrisch gereizt, so verengern sich die kleinen Gefäße, die Füllung der Kapillaren und Venen nimmt ab, die der großen Arterien zu, infolgedessen steigt der arterielle Blutdruck beträchtlich an. Wodurch dieser beständige Tonus des vasomotorischen Zentrums unterhalten wird, ist nicht zu sagen; wir kennen nur Bedingungen, die ihn erhöhen und herabsetzen. Den Tonus erhöht Kohlensäurereichtum des Blutes, daher bei Erstickung infolge Verengerung der kleinen Gefäße der Blutdruck so außerordentlich ansteigt; ferner sensible Reizung der Haut; endlich psychische Einflüsse: Schreck, Angst. Den Tonus verringert Reizung des vom Vagus abgehenden und zum Herzen tretenden N. depressor (S. 516); Reizung seines zentralen Stumpfes setzt nach Ludwig und Cyon den Blutdruck herab, indem seine Erregung zur Med. oblong. hinauflaufend auf den Tonus des vasomotorischen Zentrums eine Hemmungswirkung übt; es erweitern sich die Blutgefäße, besonders im Splanchnicus-Gebiet und damit vermindern sich die Widerstände für die Entleerung des Herzens. Dieselbe Erregung findet wahrscheinlich in der Norm von den Herzendigungen des N. depressor aus statt, wenn infolge vasomotorischer Erregung der arterielle und damit auch der intrakardiale Druck über eine gewisse Höhe angestiegen ist. Indem der N. depressor infolge seiner Er-

regung den vasomotorischen Tonus und damit auch sekundär den arteriellen Blutdruck herabsetzt, bildet er einen außerordentlich wertvollen Wächter für die Zirkulation des Blutes; er regelt die Arbeit des Herzens und verhütet dessen Ueberanstrengung. Dagegen erweisen sich nach Hürthle elektrische Reizungen des N. depressor und der sensiblen Nerven ohne Einfluß auf die Hirngefäße. Die vasomotorischen Nerven für den Rumpf und die Extremitäten laufen im Rückenmark nach Dittmar in den Seitensträngen herab, treten an Vorderhornzellen heran, verlassen successive mit vorderen Wurzelfasern das Rückenmark und treten durch die Rr. communicantes in den Grenzstrang vom Sympathikus über. Für die Brust- und Unterleibshöhle bleiben sie nun dauernd in sympathischen Bahnen (Splanchnici, S. 524), für die Haut des Kopfes ziehen sie im Halssympathikus zum Gangl. cervic. sup., für die Haut des Stammes treten sie durch die Rami communicantes zu den Spinalnerven (S. 517), für die Extremitäten schließen sie sich weiterhin den spinalen Nerven (Plexus brachialis, ischiadicus) an.

Außer dem allgemeinen vasomotorischen Zentrum in der Med. oblongata gibt es noch im ganzen Verlauf des Rückenmarks lokale vasomotorische Zentren (S. 464), gewissermaßen Unterstationen des Hauptzentrums.

Auf Grund von Schiff's (1855) und Cl. Bernard's (1858) Erfahrungen muß man unter den Vasomotoren neben den Konstriktoren auch gefäßerweiternde oder vasodilatorische Nerven annehmen, deren schon beim Halssympathikus (S. 520) gedacht wurde. Durchschneidet man den Ischiadicus beim Hunde, so erweitern sich infolge Lähmung der Vasomotoren die Gefäße der Hinterpfote; durch Reizung des peripherischen Stumpfes kann man die erweiterten Gefäße wieder verengern. Aber schon nach wenigen Tagen verschwindet, wie Goltz beobachtet hat, die Erweiterung der Gefäße, und reizt man nun den peripherischen Stumpf des durchschnittenen Ischiadicus, so tritt nach Heidenhain und Ostroumoff keine Verengerung, vielmehr eine Erweiterung der Gefäße ein; unter bestimmten Bedingungen (rhythmische Reizung statt des Tetanisierens) läßt sich diese Erweiterung schon beim frisch durchschnittenen Nerven erzielen. Also muß der Ischiadicus auch gefäßerweiternde Nerven enthalten. Wenn nun für gewöhnlich bei Reizung des Ischiadicus nur Gefäßverengerung zu beobachten ist, so dürfte der Grund darin zu suchen sein, daß die verengernden Nerven eine größere Erregbarkeit besitzen als die erweiternden, daher der Erfolg der Reizung sich nur in Bezug auf diese verengernden Fasern geltend macht; dafür büßen diese aber nach der Durchschneidung ihre Erregbarkeit auch früher ein, als die erweiternden, und prüft man daher einige Tage nach der Durchschneidung des Nervenstammes den peripherischen Stumpf, so erhält man auf Reizung nur Gefäßerweiterung. Ausschließlich erweiternde Fasern finden sich z. B. in der Chorda tympani (S. 501), denn Reizung der Chorda erweitert, außer den Gefäßen

der vorderen zwei Drittel der Zunge und des Bodens der Mundhöhle, die Gefäße der Unterkieferdrüse und beschleunigt den Blutstrom so, daß das Venenblut noch mit arterieller Farbe die Drüse verläßt, ferner in den Nn. erigentes penis, deren Reizung nach Eckhard zu ausgiebiger Gefäßerweiterung des Gliedes führt. Jeder größere gemischte Nerv scheint neben den Vasokonstriktoren auch Vasodilatoren zu enthalten; nur in der Zunge verlaufen beide in getrennten Bahnen: die verengernden im N. hypoglossus, die erweiternden im N. lingualis trigemini (S. 501). Auch die Vasodilatatoren sollen das Rückenmark nach Dastre und Morat z. T. durch die vorderen Wurzeln des Brustmarks, nach Stricker z. T. durch die hinteren Wurzeln des Lendenmarks verlassen: jene treten zum Sympathikus über, diese gehen direkt zu den Blutgefäßen. Nach Bayliss sollen die letzteren wirkliche zentripetale Nerven sein, die nur durch gegensinnige („antidrome") Leitung nebenbei Gefäßerweiterung bewirken.

Sekretorische Wirkung. Zur Sekretion der Magendrüsen stehen, wie wir schon gesehen, die Nn. vagi in Beziehung (S. 515). Dagegen sind bisher noch keine spez. Sekretionsnerven für die Leber und Niere gefunden worden. Wenn sowohl die Gallen- wie die Harnabscheidung nach Durchschneidung des verlängerten oder Rückenmarks geringer wird (Asp; Cl. Bernard), wenn beide bei (direkter oder reflektorischer) Reizung des Rückenmarks (Heidenhain; Grützner) und der N. splanchnici (I. Munk; Eckhard) sich verlangsamen oder gar stillstehen und hinwiederum nach Durchschneidung der Nn. splanchnici ansteigen, so beruhen diese Erscheinungen nur auf Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit infolge Anschwellens und Abschwellens des Blutstroms innerhalb des Absonderungsorgans, wie sie durch Lähmung oder Reizung der im Rückenmark bezw. in der Bahn der Splanchnici verlaufenden vasomotorischen Nerven (S. 524) herbeigeführt werden. Inwieweit Druck und Geschwindigkeit des Blutstromes in der Leber und Niere die Absonderung beherrschen, haben wir oben (S. 168, 254, 257) gesehen. In ganz gleicher Weise steigen und sinken beide Absonderungsprozesse mit Zunahme und Abnahme des Aortendrucks, nehmen bei mechanischer Verengerung der zuführenden Gefäße (Pfortader, Nierenarterie) ab und hören bei völligem Verschluß derselben ganz auf.

Daß die Absonderung des Pankreassaftes vom Nervensystem beeinflußt wird, dafür spricht der sofortige Eintritt der Sekretion bei Aufnahme von Speisen, ja schon von ein wenig Senföl in den Magen, ein Vorgang, der nur als ein von den sensiblen Endigungen der Vagi in der Magenschleimhaut reflektorisch ausgelöster gedeutet werden kann. Hand in Hand damit geht eine Reflexwirkung auf die Gefäße: die Blutgefäße der Drüse erweitern sich, der Blutlauf durch die Drüse wird so beschleunigt, daß die Venen noch hellrotes Blut führen und pulsieren (S. 173). Ferner kann nach Heidenhain und Landau die Absonderung durch elek-

trische Reizung der Medulla oblongata hervorgerufen oder, wenn sie bereits besteht, beschleunigt werden; mit der Absonderungsgeschwindigkeit steigt zugleich der Prozentgehalt des Sekretes an festen Stoffen. Die peripherischen Bahnen der sekretorischen Nerven, neben denen zugleich hemmende vorkommen, sollen nach Pawlow im N. vagus und nach Mett im Splanchnicus gelegen sein; gleichzeitige Reizung des Sympathikus resp. Splanchnicus mit dem Vagus soll die organischen Stoffe des sonst dünnen Sekretes ansteigen lassen (vergl. S. 521).

Der Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion der Milchdrüsen ist durch eine Reihe wohlverbürgter ärztlicher Erfahrungen belegt, denen zufolge plötzliche Gemütsaffekte der Säugenden die abgesonderte Milch qualitativ und quantitativ beeinflussen. Auch der Akt des Säugens selbst wirkt als Absonderungsreiz, wahrscheinlich auf dem Wege reflektorischer Erregung des Sekretionsapparates, die auch noch nach Zerstörung des Brust-, Lenden- und Kreuzbeimarkes zustande kommt (S. 466), offenbar durch den Sympathikus vermittelt. Dagegen ist der Einfluß spezieller Drüsennerven selbst auf die Sekretion noch nicht als festgestellt zu erachten. Trennung des N. spermaticus ext., der den Euter der Tiere innerviert, hat nach Heidenhain und Partsch meist erhebliche Beschleunigung des Milchausflusses zur Folge.

Im Brust- und Bauchsympathikus finden sich nach Luchsinger und Nawrocki, wie erwähnt, auch sekretorische Fasern für die Schweißdrüsen des Gesichts, des Rumpfes und der Extremitäten. Für die Schweißdrüsen ist die Unabhängigkeit der durch Nervenerregung hervorgerufenen Sekretion vom Kreislauf und Blutdruck direkt erwiesen (S. 464). Die präzellularen Fasern stammen vom Kopf- und Rückenmark, treten durch die Rami communicantes zum Grenzstrang und schließen sich in ihrem peripherischen Verlaufe allgemein größeren Nervenstämmen an, für die Vorderpfote der Katze dem N. ulnaris und medianus, für die Hinterpfote dem N. ischiadicus, für die Gesichtsnerven des Pferdes und Schweines Aesten des N. trigeminus, daher Reizung dieser Nerven eine reichliche Schweißsekretion auslöst. Im Rückenmark finden sich auch die spinalen Sckwitzzentren (S. 464) und, gleichwie bei den vasomotorischen Zentren, neben den spinalen noch ein zusammenfassendes, allgemeines Zentrum für die Schweißsekretion aller vier Extremitäten (und des Rumpfes) im Kopfmark (S. 471). Ebenso besitzen die Schweißfasern für den Kopf ihr Zentrum ausschließlich im Kopfmark; daher kann durch Reizung desselben Schweißsekretion am ganzen Körper hervorgerufen werden. Für diese Zentren geben einmal Veränderungen der Blutbeschaffenheit und zwar Kohlensäurereichtum (dyspnoïsches oder Erstickungsblut), ferner Ueberhitzung des Blutes und endlich sensible Erregungen, letztere auf dem Wege des Reflexes, den Sekretionsreiz ab. Der Einfluß des Großhirns auf die zentrale Erregung der Schweißnerven ist zweifellos; psychische Erregung führt zu der als „Angstschweiß“ bekannten Sekretion. Pilokarpin steigert, Atropin hemmt die Schweiß-

absonderung. Endlich sei noch der merkwürdigen Beobachtung von Dupuy gedacht, daß einige Zeit nach Durchschneidung des Halssympathikus beim Pferde starke Schweißsekretion im Gesicht ausbricht; vielleicht erklärt sie sich analog der „paralytischen Speichelsekretion“ (S. 521).

Der Brustsympathikus enthält auch Fasern für die Muskeln der Cisterna chyli und des Brustganges (S. 201). Wie der Halssympathikus für Gesicht und Kopf, so enthält der Brust- und Bauchsympathikus pilomotorische Fasern (S. 262) für Brust, Rücken, Lenden u. a.

Die Innervation der Darmbewegungen hängt, wie man annehmen darf, von den in der Wand des Darms, und zwar in dessen Submucosa und zwischen beiden Muskelschichten gelegenen vielfach verästelten Ganglien, dem Meißner'schen (Plexus submucosus) und dem Auerbach'schen Plexus (Plexus myentericus) ab; daher kann auch ein ausgeschnittenes Darmstück noch peristaltische Bewegungen zeigen, und zwar durch den Reiz des flüssigen oder gasigen Inhaltes: eine leere Darmschlinge bleibt in Ruhe. Die Fortpflanzung des Reizes in Form einer peristaltischen Welle dagegen kann auf reiner Muskelleitung (S. 370) beruhen. Von besonderem Einfluß auf die Darmbewegungen erweist sich, gleichwie bei anderen Zentren der reiche Kohlensäuregehalt des Blutes, insofern er die Darmbewegungen zu besonderer Lebhaftigkeit anregt. Wird ein Tier künstlich respiriert, so erzeugt nach S. Mayer und v. Basch jedes Aussetzen der künstlichen Atmung eine sehr gesteigerte Darmperistaltik. Ebenso erzeugt nach O. Nasse Anämie oder verminderte Blutzufuhr zum Darm eine gesteigerte Peristaltik, indem der spärliche Blutstrom nicht nur weniger Sauerstoff dem Darm zuführt, sondern auch die gebildete CO_2 unvollständig abführt. Gleichwie beim Herzen finden sich auch beim Darm nach Pflüger's Fund (1855) Hemmungsnerven, die in der Bahn der Nn. splanchnici (S. 524) verlaufen und in der Bauchhöhle mit dem Plexus solaris (coeliacus) in Verbindung stehen, der eine große Anzahl Nervenfäden zum Dünn- und Dickdarm schickt. Tetanisiert man das peripherische Ende des N. splanchnicus, so beobachtet man einen Stillstand der Peristaltik des Dünndarms und des oberen Teils vom Dickdarm, gleichzeitig erblassen die Därme (S. 524); hört man mit der Reizung auf, so fängt die Peristaltik wieder an und erfolgt meist noch lebhafter als vor der Reizung. Dagegen steigert Reizung des Plexus hypogastricus die Peristaltik des Kolon und des Rectum. Erst nach Ausschaltung der durch die Splanchnici geleiteten hemmenden Impulse hat nach Jacobj Vagusreizung prompt Bewegungen des Dünndarms zur Folge.

Der Sympathikus beeinflußt die Uterusbewegungen und den Sphincter vesicae. Daß das Zentrum für die Uterusbewegungen und den Blasenschluß im Lendenmark gelegen ist, wissen wir bereits (S. 462). Aber auch nach vollständiger Ausrottung des Rückenmarks (S. 466) kann der Uterus sich auf den Reiz von Seiten des Erstickungsblutes noch kontrahieren, analog den Er-

stickungskrämpfen der Körpermuskeln (S. 494), sodaß danach durch die sympathischen Ganglien die Uterusbewegungen innerhalb gewisser Grenzen beherrscht werden (S. 462). Aus dem Lendenteil des Sympathikus gehen motorische Fasern zum Gangl. mesent. inf. und von da zur Blase, insbesondere zum Sphincter vesicae und zur Urethra, während der Detrusor der Blase vorwiegend vom Plexus hypogastricus innerviert wird, den die N. erigentes aus dem sakralen System bilden. Zu den Ureteren gehen motorische (und hemmende) Fasern aus dem Plex. renalis und dem Plexus hypogastricus. Außerdem treten vom Lendenteil des Sympathikus hemmende Fasern ab für die Muskulatur des Rektum und des Anus, und motorische Fasern für die äußeren Geschlechtsorgane, während das sakrale System durch den N. erigens hemmende Fasern für die Urethra und die äußeren Geschlechtsorgane abgibt.

Ferner enthalten die Nn. Splanchnici, beim Frosch der Sympathikusstamm, zentripetale Bahnen, die reflektorisch das Herzhemmungzentrum erregen. Goltz wies nach (1862), daß man durch Klopfen der Bauchdecken beim Frosch das Herz zum Stillstand bringen kann, „Goltz'scher Klopfversuch". Diese Wirkung tritt nach Bernstein nicht mehr ein, wenn die Vagi durchschnitten sind. Ebenso wie durch Klopfen der Bauchdecken kann man durch Reizung des Sympathikusstammes diesen reflektorischen Herzstillstand herbeiführen. Außerdem verlaufen in den Nn. splanchnici zentripetale hemmende Fasern für die Atmung (S. 513).

Die Empfindungen anlangend, die durch den Sympathikus vermittelt werden, so scheinen normale Empfindungen mit bestimmter Beurteilung des Sitzes der Erregung dem Sympathikus nicht zuzukommen. In welcher Weise die Schmerzen, welche bei krankhaften Zuständen der inneren Organe sich einstellen, so die ängstigenden Empfindungen bei Herzkrankheiten, die Kolikschmerzen, die außerordentlich lebhaften Schmerzen bei entzündlichen Zuständen des Unterleibes u. a. m. durch ihn vermittelt werden, ist noch unbekannt.

Einfluß der Nerven auf die Ernährung, „trophische Nerven". Daß die Nerven einen, wenn auch seinem Wesen nach noch unbekannten Einfluß auf die Ernährung und das Wachstum der Gewebe ausüben, dafür hat man eine Reihe von Erfahrungen aus Krankheitsfällen angeführt, so z. B. die Abmagerung und den Schwund (Atrophie) gelähmter Gliedmaßen, die Ertötung der Weichteile am Kreuzbein und den Trochanteren durch die Schwere des Körpers (das sog. Durchliegen, Decubitus) bei gewissen Hirnerkrankungen, das Auftreten von Hautausschlägen (Herpes zoster, Gürtelrose) bei Erkrankungen der Nerven und Spinalganglien u. a. m. Experimentell hat man versucht, durch Verletzungen gewisser Nerven Störungen in der Ernährung der Gewebe zu erzeugen, und man hat die nach der Durchschneidung der Nn. vagi auftretende Lungenerkrankung (S. 511), sowie die sog. Trigeminusophthalmie (S. 499) in diesem Sinne zu deuten gesucht; indes haben sich für das Zustandekommen der eben genannten Störungen einfachere und ungezwungene Erklärungen finden lassen. So zahlreich auch die verschiedensten Nerven durch-

schnitten worden sind, so fehlt es doch an einer gesicherten Beobachtung, die in eindeutiger Weise eine trophische Funktion bewiese.

4. Die Lehre von den Sinnen.

Gleichwie die Tätigkeit der motorischen Nerven sich an den peripherischen Endorganen derselben, den Muskeln kundgibt, so vermittelt der Erregungzustand eines sensiblen Nerven (S. 447) in dessen zentralem Endapparate im Gehirn einen eigentümlichen Vorgang, der zu einem nur subjektiv wahrnehmbaren Effekt, zu einer Empfindung führt. Die durch verschiedene sensible Nerven zugeleiteten Erregungen wirken nicht in gleicher Weise auf das Gehirn der Tiere; die durch sie hervorgerufenen Sinnesempfindungen sind unter sich verschieden; indes ist, wie sich herausstellen wird, es einzig und allein die Verbindung der einzelnen sensiblen Nerven mit ihrem resp. Zentrum im Gehirn, wodurch der Effekt der sensiblen Erregung zu einem verschiedenartigen wird. Die Empfindungen, die wir durch äußere Eindrücke erhalten, sind nicht abhängig von der Natur dieser Eindrücke, sondern vielmehr von der Natur der erregten Sinneszentren im Gehirn. Wir empfinden nicht die Vorgänge der Außenwelt, die auf unseren Körper resp. einen gewissen Teil desselben einwirken, sondern nur, wie sie unserem Gehirn, genauer unseren sensoriellen Neuronzellen erscheinen. Die Fähigkeit der einzelnen Sinneszentren, auf jeden beliebigen Reiz eine bestimmte Art von Empfindung zu erzeugen, nennt man nach Johannes Müller, der die Lehre von den Sinnesempfindungen auf streng wissenschaftlicher Basis aufgebaut hat (1826), ihre spezifische Energie.

Sicher und klar bewiesen ist das Gesetz von der spezifischen Sinnesenergie an der Chorda tympani: mechanische, chemische, elektrische Reizung derselben in der eröffneten Paukenhöhle erzeugt jedesmal Geschmacksempfindung.

In der Regel werden die verschiedenen Sinnesnerven nicht durch die uns bekannten Nervenreize (S. 425), sondern ein jeder von ihnen durch ganz bestimmte Einflüsse erregt. Zur Aufnahme dieser Einwirkungen befinden sich an den peripherischen Enden der Sinnesnerven eigentümliche Vorbaue oder Sinnesendapparate, die nur durch bestimmte Einwirkungen erregt werden, und zwar ein jeder durch einen spezifischen Reiz, den „adäquaten Reiz“: so geben riechbare Stoffe den adäquaten Reiz für die Endausbreitungen des Riechnerven, Licht für die Endausbreitungen des Sehnerven, Schall für die Endapparate des Hörnerven u. s. f. ab. Diese Sinnesendapparate übertragen dann ihre Erregung auf den mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven, in dem sich der Erregungsvorgang ganz wie in jeder anderen Nervenfaser fortpflanzt, und zwar nach Schelske in den Gefühlsnerven mit einer Geschwindigkeit von 30—60 m in der Sekunde. Daß diese Erregungen dann verschiedene Empfindungen hervorrufen, hängt nur von den Eigenschaften der Zentren ab, zu denen die Erregung geleitet wird. Die so zu Stande kommenden Empfindungen werden von der Psyche

zu Schlüssen verwertet, die meist unbewußt sind, und daraus setzt sich dann unsere Vorstellung von einem Objekt der Außenwelt zusammen, die wir, weil wir uns des Dazwischentretens eines geistigen Aktes nicht bewußt sind, für eine unmittelbare Empfindung halten.

Nach Helmholtz bezeichnet man die tiefgreifenden Unterschiede zwischen Empfindungen, die verschiedenen Sinnen angehören (wie zwischen blau, süß, warm, hochtönend) als Unterschiede in der „Modalität der Empfindung“, während die Unterschiede zwischen verschiedenen Empfindungen desselben Sinnes Unterschiede der „Qualität“ heißen; innerhalb dieser ist Uebergang und Vergleichung möglich (so z. B. zwischen Blau, Violett, Carminrot, Scharlachrot), nicht aber zwischen den Modalitäten. Dies gilt aber streng genommen nur für die beiden höheren Sinne.

Außerdem kann noch unterscheidend hinzutreten, der „Gefühlston“, ob die Empfindung nämlich mit Lust- oder Unlustgefühlen verbunden ist.

Wie schon bei der Nervenerregung (S. 430) gezeigt, muß ein äußerer Reiz, wofern er überhaupt eine wirksame Erregung zur Folge haben soll, eine gewisse untere Intensitätsgrenze, die „Reizschwelle“ nach Herbart übersteigen. Mit steigender Reizstärke nimmt auch die Intensität der Empfindung zu bis zu einer gewissen oberen Grenze, „Empfindungsmaximum“, das nicht überschritten werden kann, auch wenn man die Reizstärke noch größer werden läßt. Die Beziehung zwischen Reizgröße und Empfindungsintensität ist keine einfache. Um hier wenigstens eine Bestimmung treffen zu können, stellte K. H. Weber (1831) Versuche an, darüber, wie viel sich ein bestimmter Reiz innerhalb des Maximum und Minimum verändern muß, um eine eben merkbare Veränderung in der Empfindungs-Intensität hervorzubringen. Auf Grund seiner Beobachtungen kam er zu dem Gesetz: Der Zuwachs der Reizstärke, der eine eben merkliche Aenderung der Empfindung hervorbringen soll, muß zu der Reizgröße, zu der er hinzukommt, immer in demselben Verhältnis stehen (vgl. S. 540, 546). Ist also z. B. bei einem Gewicht von 10 g ein Gewicht von 1 g, also $^1/_{10}$ nötig, um gegenüber der ersten Belastung eine Verstärkung zu empfinden, so ist bei einer Belastung von 100 g ebenfalls $^1/_{10}$, also 10 g nötig, um einen Zuwachs merkbar zu machen. Das Weber'sche Gesetz hat man durch mehrfache Methoden für die verschiedenen Empfindungsmodalitäten geprüft. Es hat sich für die Druck- und Bewegungsempfindungen, für Töne und Geräusche, für Gesichts- und für Geschmacksempfindungen innerhalb ziemlich weiter Grenzen als richtig erwiesen. Nur an der Grenze, bei zu hoher und zu niedriger Stärke des Reizes finden sich überall Abweichungen. Fechner hat geglaubt, hieraus ein allgemeineres, ein „psycho-physisches“ Gesetz über die quantitative Beziehung zwischen Reiz und Empfindung ableiten zu können, das besagt, die Empfindungen sind proportional dem natürlichen Logarithmus des Reizes. Gegen die Ableitung der diesem Gesetz zugrunde liegenden Formel, also der Formel des Weber'schen

Gesetzes bestehen aber erhebliche Bedenken; hierzu kommt, daß, wie oben erwähnt, das Weber'sche Gesetz nicht allgemein gültig ist, sondern nur innerhalb eines gewissen, wenn auch sehr weiten Bereiches. Schließlich ist zu betonen, daß das Gesetz nicht das leistet, was es sollte, d. h. es bestimmt nicht quantitativ die Beziehung zwischen körperlichen und geistigen Vorgängen. Empfindung kann sich nur an Empfindung messen. Psychisches und Physisches sind miteinander inkommensurabel; denn das erstere ist eine intensive, das zweite eine extensive Größe. Nur die letzteren aber sind exakter Messung zugänglich. Die Empfindungen können wir in Bezug auf ihre Intensität nur untereinander vergleichen, wir können nicht absolut ihre Stärke bestimmen. Nur Empfindungsunterschiede, nicht Empfindungstärken nehmen wir wahr. So ist das Auge ein relatives, aber kein absolutes Photometer.

In Bezug auf die Dauer ist zu bemerken, daß die Empfindung den Reiz überdauern kann (Nachempfindung).

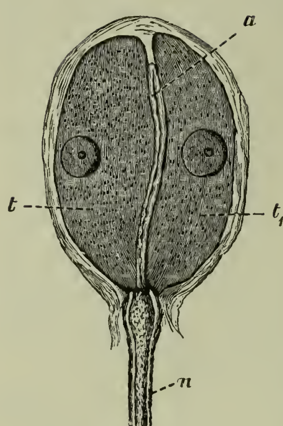
Wenn im Folgenden die gewöhnliche Einteilung der Sinne in fünf: Gefühlsinn, Geschmacksinn, Geruchsinn, Gehörsinn, Gesichtsinn beibehalten ist, so ist freilich zu bemerken, daß dieselbe wissenschaftlich nicht mehr streng haltbar ist. Insbesondere werden als Gefühlsinn sehr verschiedene Fähigkeiten nur dadurch zusammengefaßt, daß dabei die Haut zum größten Teil das gemeinsame Organ der Wahrnehmung ist.

Der Gefühlsinn.

Alle äußeren und inneren Einwirkungen auf unsere Haut und unsere Schleimhäute rufen, durch die Nerven bis zu unserem Gehirn fortgepflanzt, daselbst eine eigentümliche Empfindung, die Gefühlsempfindung hervor. Die gesamte Haut nebst den Schleimhäuten stellt ein peripherisches Sinnesorgan vor, das mit eigentümlichen Nervenendapparaten verschiedener Art ausgestattet ist. Im Prinzip lassen sie sich auf kolbige und blasige Erweiterungen der feinsten myelinfrei werdenden Nervenendäste der Haut zurückführen. Durch die so bewirkte Vergrößerung der Oberfläche der erregbaren Apparate der Haut werden diese für die zartesten äußeren Eindrücke empfänglich.

Man findet die Nervenendapparate in den verschiedenen Schichten der Haut. In den tiefen Schichten des Rete Malpighi sowie in den Cutispapillen finden sich Tastzellen, in den Cutispapillen Tastkörperchen, im Unterhautbindegewebe die Vater-Pacini'schen Körperchen. Die Tastzellen, bisher nur in der Rüsselscheibe des Schweins, sowie in dem Schnabel und der Zunge der Vögel nachgewiesen, sind blasenförmige Zellen mit blassem Kern (wie t oder t_1, Fig. 95), in deren Zellenhülle das Neurilemm übergeht, während sich der Achsenzylinder in die Zellsubstanz verliert; häufig tritt ein Nervenendast (n) an zwei dicht nebeneinanderstehende Tastzellen, die sog. Zwillingstastzelle (Grandry's Körperchen, Fig. 95); das Neurilemm geht in die Kapsel über, während der Achsenzylinder (a) zwischen beiden Tastzellen emporsteigt. Sind mehrere Tastzellen der Breite nach in eine Hülle vereinigt, so entsteht ein ein-

Fig. 95.

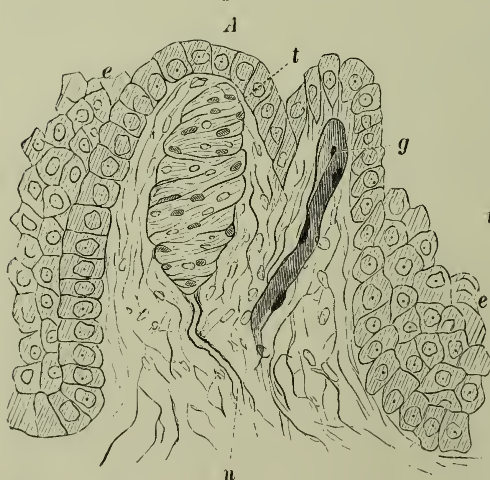


Zwillingstastzelle (in der Seitenansicht) nach Grandry.

faches Tastkörperchen (Fig. 96). Diese von Meissner (1852) entdeckten Gebilde (corpuscula tactus) von Tannenzapfenform (t) zeigen auf der Oberfläche zahlreiche Kerne und unregelmäßige Streifen, die wesentlich den Grenzen der einzelnen Tastzellen entsprechen. Die an das untere Ende des Körperchens herantretende Nervenfaser (n) läuft wahrscheinlich spiralig um dasselbe herum, um dann in dessen Innern zu verschwinden. (Neben einer Tastkörperchen-führenden Papille liegt in der Regel eine Gefäßpapille [g]). Ein Aggregat mehrerer Tastkörperchen bezeichnet man als „zusammengesetzes Tastkörperchen". Die Tastkörperchen finden sich beim Menschen fast an allen Hautstellen, am zahlreichsten da, wo das Gefühl sehr fein ist, wie an der Volarseite der Fingerspitze (zu etwa 30 auf einem qmm), ferner in der ganzen Hohlhand und in der Fußsohle, weniger reichlich schon auf dem Handrücken. An ersteren Stellen stehen sie auch in regelmäßigen Reihen angeordnet, wodurch die regelmäßig gestreifte Zeichnung der Haut entsteht. Außer bei Menschen sind Tastkörperchen bisher noch beim Affen gefunden worden.

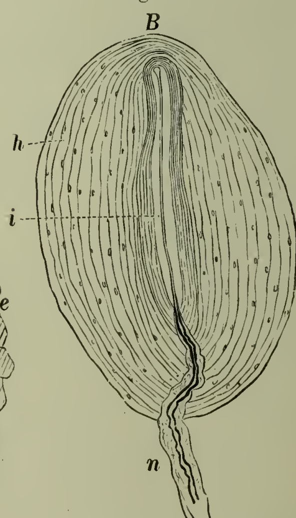
Die (1725 entdeckten) Vater-Pacini'schen Körperchen (Fig. 97) von eiförmiger Gestalt (corpuscula lamellosa) bestehen aus zwiebelartig konzentrischen Bindegewebslamellen (h), in die das Neurilemm der Nervenfaser (n)

Fig. 96.



Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen.

Fig. 97.



Vater-Pacini'sches Körperchen von der Katze.

übergeht, und die einen zentralen, mit weicher feinkörniger Masse erfüllten Hohlraum, den Innenkolben (i) einschließen, den der nackte Achsenzylinder gradlinig durchsetzt, um in der Nähe der Spitze mit einer oder zwei knopfartigen Verdickungen zu enden. Diese Körperchen finden sich beim Menschen stets im Unterhautbindegewebe und zwar an der Hohlhand und der Fußsohle, wo sie, meist mit bloßem Auge sichtbar, wie Beeren an den Endausbreitungen des N. medianus und plantaris sitzen, ferner ziemlich verbreitet in den Gelenken; weiter in der Haut des Elephanten und der Fledermaus, vielleicht sogar der meisten Säugetiere; sehr zahlreich und infolge ihrer Größe (2 mm) direkt sichtbar, im Gekröse der Katzen und hier auch in der Schleimhaut des Darmkanals und der Genitalien anzutreffen, weiter in den Sohlenballen der Karnivoren, endlich im Fuß des Pferdes und des Schafes.

Fig. 98.



Endkolben aus der Konjunktiva des Elephanten nach W. Krause.

In der Augenbindehaut, in den Lippen, der Zunge, im weichen Gaumen der Säugetiere, beim Rind und Schwein auch in der Glans penis und clitoridis, beim Kaninchen in der Vaginalschleimhaut, seltener in den Sohlenballen der Fleischfresser findet man die Krause'schen Endkolben (corpuscula bulboïdea) (Fig. 98), länglich ovale aus einer kernführenden Bindegewebshülle bestehende Bläschen (k), in deren halbflüssigem Inhalt der Achsenzylinder (a) zugespitzt oder mit einer kleinen Anschwellung endet.

In der Hornhaut, und zwar sowohl zwischen den Epithelzellen als auf der freien Oberfläche, endigen die feinsten Nervenästchen mit knopfförmigen Verdickungen, sogen. Nervenknöpfchen; die Nervenästchen kommen her von feinen Fasern, welche in der subepithelialen Schicht ein gitterförmiges Netzwerk bilden. Ferner endigen zwischen den Zellen der Keimschicht der Epidermis (stratum granulosum) und in den Haarbälgen dicht unter der Einmündung der Talgdrüsen die sensiblen Nervenfäserchen frei, indem sie sich in feinste Fibrillen aufsplittern.

Endlich gehören auch hierher die Tast- oder Fühlhaare. Diese länger und steifer als die gewöhnlichen Haare und in einem doppelten Haarbalg steckend, finden sich an den Lippen, am Kinn, in der Umgebung der Nasenöffnungen und um die Augen herum bei einer großen Reihe von Säugetieren, besonders bei den Katzentieren ausgebildet. Zu jedem Tasthaar tritt ein feiner Nervenfaden. Die Bewegungen der Tasthaare erfolgen durch quergestreifte Muskelzellen, die vom N. facialis (S. 502) versorgt werden.

Im wesentlichen sind es mechanische und thermische Reize, die auf die Haut wirkend zu Empfindungen führen. Wird irgend eine Stelle unserer Haut berührt, so haben wir die Empfindung einer Berührung. Wird unserer Haut ein glühender Eisenstab genähert, so erzeugt die von diesem ausstrahlende Hitze in uns die Empfindung der Wärme. Indem diese Berührungs- und Temperaturempfindungen uns zum Bewußtsein kommen, führen sie zu Wahrnehmungen oder Gefühlen. Es ergeben sich so zwei

gesonderte Gefühlsmodalitäten (S. 532), die wir mittels unserer Haut zu unterscheiden vermögen.

Berührungsgefühle.

Lokalzeichen der Berührungsgefühle. Wird bei geschlossenen Augen unsere Stirnhaut berührt und dann eine andere Hautstelle, z. B. der Handrücken, so vermögen wir außer der Berührung als solcher auch noch mit mehr oder weniger Sicherheit den Ort der Berührung zu unterscheiden. Es sind also die Berührungsempfindungen mit „Lokalzeichen" (Lotze) versehen. Diese Fähigkeit, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtsinnes, den Ort der Berührung zu erkennen, bezeichnet man wohl auch als den „Ortsinn der Haut", indessen stellt dieser nur einen Faktor des allgemeinen Berührungsgefühls und nicht eine gesonderte Modalität des Gefühlsinnes vor. Wird z. B. irgend ein Punkt unserer Armhaut berührt, so pflanzt sich die Erregung, welche auf die zu den Tastkörperchen dieser Gegend tretenden feinsten Nervenfasern stattfindet, nach dem Gesetze von der isolierten Leitung (S. 426) ausschließlich in diesen Nervenfasern bis zur Hirnrinde fort, wo diese Fasern in Nervenzellen, sog. Zentren enden; erst wenn die Erregung hier angelangt ist, kommt die Empfindung zustande. Nun liegen (S. 484) die Zentren für die Gefühlsempfindungen, die Fühlsphäre, beim Hunde und Menschen in der grauen Hirnrinde des Scheitellappens, und zwar sollen die sensiblen Nerven für die einzelnen Körperteile an verschiedenen, scharf gesonderten Stellen dieser Fühlsphäre (Fig. 90, C—J, S. 484; Fig. 91, S. 485) enden, sodaß jedem Punkte unserer Haut eine bestimmte Stelle auf der Hirnrinde des Scheitellappens entspreche; es ist gewissermaßen die Hautoberfläche auf die Rinde des Scheitellappens projiziert. So sei jede Hautempfindung zugleich mit einem Lokalzeichen verbunden, so komme mit der Berührungsempfindung und unablösbar von ihr uns zugleich der Ort zum Bewußtsein, an dem die Berührung stattfindet, so lokalisieren wir mit einem Worte die Berührungsempfindungen richtig. Wird uns die Erregung durch eine bestimmte Nervenfaser zugeleitet, so erregt sie im Hirn gewissermaßen das Bild derjenigen Hautstelle, an welcher der Reiz stattgefunden, es liest unsere Psyche gleichsam Tasten ab. Vermöge der erwähnten anatomischen Projektion der Hautoberfläche auf die Hirnrinde und durch die Erfahrung hat unsere Psyche gelernt, von welchen Hautbezirken die einzelnen Nervenfäden ihr Nachrichten zutragen, und nun verlegt sie jedesmal, wenn eine durch diese Fasern zugeleitete Empfindung ihr zum Bewußtsein kommt, den Ort der Erregung an diejenige Hautstelle, zu der jene Nervenfäden gehen, und von der aus sie gewohnt ist, Erregungen durch jene Nervenfäden zugeleitet zu erhalten. Dieser Zwang ist so stark, daß — und dies ist besonders interessant — Empfindungen in Hautteile verlegt werden, die garnicht mehr vorhanden sind. Ein am Arm

oder Bein Amputierter klagt noch jahrelang zeitweise über Schmerzen in den abgesetzten Gliedmaßen; die an der Amputationsfläche durchschnittenen Nervenstämme, welche das abgesetzte Glied mit Empfindungsfasern versehen haben, erleiden in der verheilten Narbe des Stumpfes ab und zu Reizungen, welche zum Gehirn fortgeleitet Empfindungen erregen, die von der Psyche vermöge der einmal erworbenen Erfahrung in das Glied verlegt werden, von dem die erregten Nerven sonst herkamen, also in das nicht mehr am Körper befindliche Bein resp. den Arm. Aehnlich verlegen wir beim sog. Einschlafen des Fußes, das durch den Druck der Stuhlkante auf den Stamm des N. ischiadicus im Verlaufe des Oberschenkels hervorgerufen wird (S. 425), die Empfindung des Kriebelns und Ameisenkriechens nicht auf die direkt gedrückte Nervenstrecke, die der Ausgangspunkt der Empfindung ist, sondern in die peripherische Ausbreitung des Ischiadicus in der Fußsohle. Man bezeichnet diese Eigenschaft der Sinneszentren, die infolge ihnen zugeleitecter Erregungen entstehenden Empfindungen in die Peripherie zu verlegen, als das Gesetz der peripherischen Lokalisation der Empfindungen.

Neuere Uutersuchungen (v. Henri) haben ergeben, daß die Lokalisation um so unsicherer wird, je schwächer und kurzdauernder der Reiz ist. Bei Berührung der Haut über den Gelenken resultiert eine feinere Lokalisation als zwischen den Gelenken.

Die Feinheit der Lokalisation der Berührungsempfindungen ist an verschiedenen Stellen der Haut verschieden; sie ist von E. H. Weber (1834), dem die Lehre vom Gefühlsinn die grundlegenden Untersuchungen verdankt, durch eine sinnreiche Methode gemessen worden. Sie beruht darauf, daß man die abgestumpften Spitzen eines Zirkels nebeneinander auf die zu prüfende Hautstelle setzt und die kleinste Entfernung bestimmt, die man den Spitzen voneinander geben muß, damit die Versuchsperson bei geschlossenen Augen die Berührung als die zweier getrennter Spitzen empfindet. Berührt man mit den Spitzen, wenn sie nur 2 mm auseinanderstehen, die Volarseite der letzten Fingerphalangen, so werden zweifellos zwei Spitzen empfunden. Berührt man aber mit den Spitzen bei gleichem Abstande voneinander den Handrücken, so hat man die Empfindung einer einfachen Berührung; es muß hier der Abstand beider Spitzen mindestens bis auf 30 mm gebracht werden, um die Berührung als doppelt zu empfinden. Der Abstand der Zirkelspitzen, der nötig ist, damit zwei getrennte Spitzen gefühlt werden, gibt also ein Maß für die Feinheit der Berührungsempfindung an den verschiedenen Stellen der Haut.

Weber hat so die Haut des ganzen Körpers geprüft und eine Tabelle entworfen, in der die Zahlen den Abstand, in mm umgerechnet, bedeuten, den man den Zirkelspitzen geben muß, damit an der betreffenden Stelle die Berührung als doppelt gefühlt wird:

Stirn 23, Augenlid 11, Ohr 23, Jochbeingegend 15, Wangen 11, Nasenspitze 7, Oberlippen 9, Zungenrücken 9, Zungenspitze 1, Zungenwurzel 9,

Unterlippen 4, Mitte des harten Gaumens 14, Hals 34, Brust 45, Oberarm 68, Ellbogen und Unterarm 40, Handwurzel 32, Oberschenkel 68, Kniescheibe 36, Unterschenkel 40, Metatarsus 40, Scheitel 34, Hinterhaupt 27.

Rückenseite: Hals- und Rückenwirbel 55—70, Kreuzwirbel 40, Gesäß 40, Fußknöchel 23, Planta (Mitte) 16, Planta (Zehen) 11.

Volarfläche: Fingerspitzen 2, zweite Phalanx 5, erste Phalanx 7, Daumenmetacarpus 9.

Dorsalfläche: Fingerspitze 7, zweite Phalanx 11, dritte Phalanx 16, Metacarpus 19.

Zur genaueren Bestimmung der Schärfe der Berührungsempfindungen hat Griesbach ein „Aesthesiometer“ angegeben, das zugleich den Druck bei Berührung gleich zu halten oder zu variieren gestattet.

Die feinste Berührungsempfindlichkeit besitzt die (am dichtesten mit Tastkörperchen ausgestattete) Zungenspitze, die stumpfste die Haut des Oberarms, Oberschenkels und Rückens, und zwar ist die Berührungsempfindlichkeit dieser Teile etwa 60 mal kleiner als die der Zungenspitze. Mißt man für irgend eine Hautstelle die Entfernung beider Spitzen, bei der die doppelte Empfindung eben in eine einfache übergeht, die also um 2—5 mm kleiner ist als die oben angegebene, und führt diese Messungen nach verschiedenen Richtungen in gleicher Weise aus, so erhält man eine kreisförmige oder an den Extremitäten mehr elliptische Figur, innerhalb deren immer zwei Berührungen als eine einfache gefühlt werden: ein solches kreisförmiges oder (an den Extremitäten mehr) elliptisches Territorium bezeichnet man als Empfindungskreis. Diese kleinste wahrnehmbare Distanz kann außerordentlich herabgemindert werden, wenn die beiden Spitzen nicht gleichzeitig, sondern nacheinander aufgesetzt werden (v. Frey). Sie kann ferner verkleinert werden durch fortgesetzte Uebung, namentlich an Stellen, die große Empfindungskreise besitzen, umgekehrt kann sie nach Griesbach infolge geistiger Ermüdung, durch Kälte, durch Anämie u. a. in die Höhe getrieben werden. Kinder haben einen feineren Ortsinn als Erwachsene, da wegen der kleineren Oberfläche die betreffenden Nervenapparate dichter stehen. In dieser Hinsicht hat auch Czermak die sehr bemerkenswerte Beobachtung gemacht, daß, wenn durch Uebung auf einer Seite die Empfindungskreise verkleinert werden, auch symmetrisch auf der anderen der gleiche Vorgang statt hat. Aus alledem ergibt sich klar, daß wir es hier mit einem Prozeß im Gehirn zu tun haben, und daß die Ursache der Empfindungskreise in letzter Linie nicht in den Eigenschaften der Haut, sondern in denen des Gehirns begründet ist.

Aus den mit Lokalzeichen verbundenen Berührungsgefühlen gehen die Vorstellungen über die Existenz und Lage der die Haut berührenden Gegenstände hervor. Ueber die Größe und die Dimensionen eines Körpers, über die Beschaffenheit seiner Oberfläche, ob rauh oder glatt, ob krumm oder eben, gelangen wir durch das Berührungsgefühl allein und ohne Zuhilfenahme des

Gesichtes zu einer Vorstellung. Trifft die Haut eine Reihe gleichzeitig und kontinuierlich nebeneinander gelagerter Eindrücke, berührt ein Objekt mit einer beliebig geformten Fläche die Haut, so kombiniert die Psyche aus den verschiedenen lokalisierten Berührungsempfindungen die Vorstellung von der Größe und Gestalt der gereizten Hautfläche. Da wir aber alle Sinnesempfindungen objektivieren, so übertragen wir auch die so erkannten räumlichen Verhältnisse der gereizten Hautteile auf die als Ursachen der Empfindungen vorgestellten Objekte, übersetzen sie in Vorstellungen von Größe, Gestalt und Abstand derselben. Man hat diese durch unser Hautsinnesorgan vermittelte Fähigkeit wohl auch als den „Raumsinn der Haut“ oder „stereognostischen Sinn“ bezeichnet.

Tastsinn (sensu strictiori). Ueber die Beschaffenheit eines Körpers gelangen wir zu einer noch schärferen Vorstellung, wenn wir unser Fühlorgan, die betreffende Hautfläche über den zu prüfenden Gegenstand nach allen Richtungen hinbewegen, ihn „abtasten“. Wird die Tastfläche über das ruhende Objekt verschoben, so ändert sich auch der Ort der Empfindung: unser Bewußtsein erhält so eine stetige Reihenfolge verschieden lokalisierter Eindrücke, aus denen die Psyche die Vorstellung von der räumlichen Anordnung der hintereinander berührten Hautpunkte, von der Richtung und Ausdehnung der Berührungsbahn kombiniert. Das sog. Tastvermögen ist besonders an den Händen gut ausgebildet, die vermöge der Beweglickeit ihrer einzelnen Finger und vermöge der an diesen so ausgebildeten Berührungsempfindlichkeit zum Tasten ganz besonders geeignet sind. Ganz allgemein finden wir die zum Tasten bestimmten Organe mit einer möglichst großen Beweglichkeit ausgestattet, so die Zunge aller Tiere, die Oberlippe der Einhufer, der Rüssel des Elefanten, die Fühler der Insekten. Das Tastvermögen der Fußsohlen beim Menschen ist für die Sicherheit und Festigkeit des Stehens von wesentlicher Bedeutung (S. 392). Von großer Feinheit ist noch das Tastunterscheidungsvermögen: mit der Haut können wir noch 640 Stöße eines Zahnrades in 1 Sekunde getrennt wahrnehmen: erst wenn die Zahl der Stöße größer wird, verschwimmen die einzelnen Eindrücke in einander.

Die Fußenden der Tiere sind wegen ihrer geringen Beweglichkeit und ihrer dicken hornigen Ueberzüge viel weniger zur Vermittlung von Tasteindrücken geeignet, am wenigsten bei Tieren, die, wie die Einhufer, ein ungeteiltes Fußende haben, das eine genaue Berührung mit dem abzutastenden Gegenständen unmöglich macht. Daß indes von den Hufen aus und zwar durch die von der Hornkapsel umschlossene, an Nerven reiche Haut Tastempfindungen vermittelt werden, die, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtsinnes, zu einer Vorstellung von der Beschaffenheit des Bodens, ob weich, ob hart, ob eben oder uneben, führen, ergibt sich daraus, daß Pferde in der Dunkelheit und auf unbekanntem Terrain, ebenso blinde Pferde noch Ortsbewegungen zu machen im Stande sind, grade so, wie wir trotz der harten und dicken Sohlen unserer Fußbekleidung sicher gehen und stehen. Bei den

Tieren mit langen beweglichen Lippen bilden diese ein feines Tastorgan, dessen Empfindlichkeit noch durch die Tast- oder Fühlhaare erhöht wird; durch diese ist auch die Haut der Augenlider zu Tastempfindungen befähigt. In dieser Beziehung kommt den Tasthaaren der Hunde und Katzentiere gleichfalls eine besondere Bedeutung als Tastorgan zu. Nach Blaschko sind die über die ganze Haut verbreiteten Wollhaare von Bedeutung für die Tastempfindung, ja sie sind sogar die empfindlichsten Tastorgane, weit empfindlicher als die zwischen den Wollhaaren gelegenen Hautbezirke. Wie v. Frey ausführt, steckt der kurze Hebelarm jedes Härchens in der Haut und ist von einem Nervenfaserkranz umgeben, der lange dagegen dient dem Reiz als Angriffspunkt.

Für die aus dem Abtasten zu gewinnenden Vorstellungen kommen uns die mit den Hautempfindungen verbundenen Lokalzeichen wesentlich zu Hilfe. Aendert man die normale Stellung des Tastorgans, so treten sogleich Täuschungen der Tastvorstellungen ein, wie z. B. in dem berühmten „Erbsversuch des Aristoteles". Kreuzt man den Mittelfinger mit dem Zeigefinger und betastet mit den gekreuzten Fingerspitzen eine Erbse, so erhält man die Vorstellung von zwei Erbsen, weil unsere Psyche gewohnt ist, nur die von der Ulnarseite des Zeigefingers und der Radialseite des Großfingers ihr zuströmenden Tastempfindungen als von einem betasteten Gegenstande herrührend und einander ergänzend zu kombinieren.

Drucksinn. Mittels unserer Haut sind wir auch imstande, die Intensität des auf sie ausgeübten Druckes abzuschätzen. Doch ist, wie zuerst die Untersuchungen von Blix mittels punktförmiger mechanischer Reizung der Haut dargetan haben, die Fähigkeit der Haut, Druckempfindungen auszulösen, an bestimmte Punkte, „Druckpunkte", gebunden, die wesentlich nach den Haaren nahe deren Austrittstelle angeordnet sind. Druckempfindungen werden schon durch sehr kleine Reize ausgelöst, an der Stirn schon bei Applikation von nur 2 mg. Je stärker die Hautdeformierung durch den Druck und damit die Reizung der Nervenfasern ist, welche sich in dem gedrückten Teile verbreiten, eine desto stärkere Erregung läuft den Nerven entlang zum Hirn und löst hier im Zentrum eine um so intensivere Empfindung aus, daher sich mit der Druckempfindung, die zum Bewußtsein kommt, zugleich eine Druckvorstellung verbindet, eine Vorstellung über die Kraft, mit der die Objekte auf die Haut wirken. Dies Vermögen, die Intensität des auf die Haut ausgeübten Druckes abzuschätzen, bezeichnet man als Drucksinn. Der Drucksinn der Haut, den man durch Feststellung der kleinsten Gewichtsdifferenz bestimmt, die nötig ist, um zwei auf die (gut unterstützte) Hand aufgelegte Gewichte als verschieden schwer zu erkennen, ist sehr fein. Zwar ist die Haut kein absoluter Druckmesser; sie kann in dieser Hinsicht sich nicht mit der schlechtesten Wage messen, es fehlt ihr jedes Schätzungsvermögen für absolute Gewichte, wohl aber ist sie ein relativer Druckmesser von verhältnismäßig großer Feinheit. Nach Weber können wir Gewichte unterscheiden, die sich wie 29 : 30 verhalten, also 29 von 30 g, 58 von 60 g, 87 von 90 g u. s. f., doch dies auch nur unter der Bedingung,

daß zwischen dem Auflegen beider Gewichte höchstens 15 Sekunden vergehen.

Verfließt zwischen dem Auflegen der Gewichte auch nur $1/_2$ Min., so lassen sich nur noch Gewichte unterscheiden, die sich wie 24 : 30 verhalten. Sobald nämlich das Gewicht entfernt wird, hört die Druckempfindung auf, aber unser Gehirn hat die Fähigkeit, den empfundenen Sinneseindruck als solchen sowie die Intensität desselben noch eine sehr kurze Zeit lang festzuhalten. Erfolgt innerhalb dieser ein neuer Druck, so sind wir im Stande, die Stärke beider Empfindungen mit einander zu vergleichen. Sehr schnell verblaßt aber der einmal erhaltene Sinneseindruck, und dann vermögen wir einen neuen Sinneseindruck nur unsicher mit dem erst empfundenen zu vergleichen.

Bei gewissen mit Herabsetzung des Druckgefühls verbundenen Krankheiten (so bei der mit Zerstörung der Hinterstränge des Rückenmarks einhergehenden Rückenmarksdarre, Tabes dorsalis) kann der Drucksinn so herabgesetzt sein, daß 50 g von 2500 g nicht mehr unterschieden werden.

Temperaturgefühle.

Die zweite Modalität des Gefühlsinnes bilden die Temperaturgefühle. Organe dieses Sinnes sind nach Weber: die ganze äußere Haut, die Haut des äußeren Gehörganges, die Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle, des vorderen Eingangs und Bodens der Nasenhöhle und der vorderen Fläche der Gaumenbögen, endlich die Schleimhaut des Afters; doch sind, wie zuerst die Untersuchungen von Blix gelehrt haben, die genannten Flächen nicht in ihrer ganzen Kontinuität für Wärme- und Kälteempfindungen befähigt, vielmehr ist diese Fähigkeit an ganz bestimmte, in wechselnder Menge über die einzelnen Hautpartien verstreute Punkte gebunden, die höchstwahrscheinlich die Endorgane spezifischer „temperaturempfindender“ Nerven darstellen. Solcher Temperaturpunkte gibt es zwei grundverschiedene Arten: Kältepunkte und Wärmepunkte, von denen jene, die nach Thunberg der Hautoberfläche näher liegen, ausschließlich die Empfindung der Kälte, diese ausschließlich die Empfindung der Wärme vermitteln. Von den zwischen diesen Punkten gelegenen Hautpartien gelingt es nicht, Temperaturempfindungen hervorzurufen, während von den Kälte- und Wärmepunkten nicht nur durch den adäquaten Reiz, sondern nach Blix auch durch elektrische, nach Goldscheider sogar durch mechanische Reizung die entsprechende Empfindung ausgelöst werden kann. Die Kältepunkte sind nach Kiesow vielmals reichlicher als die Wärmepunkte, sodaß Sommer die Gesamtzahl der Wärmepunkte auf der Haut des erwachsenen Menschen nur zu 30 000, die der Kältepunkte zu etwa $1/_4$ Million schätzt. Da die Kältepunkte auch mit stärkeren Empfindungen verbunden sind, so ist der Kältesinn extensiv und intensiv stärker ausgebildet als der Wärmesinn. Die Verteilung im einzelnen ist aber verschieden. Im allgemeinen liegen die Punkte immer in Gruppen zusammen, zwischen denen Lücken bis 1 cm^2 Größe sich befinden, wo die Wärme- oder die Kältepunkte oder beide fehlen.

Das Bestimmende für die Temperaturempfindung ist die um 30 ° C. herum schwankende Eigentemperatur der Haut (und der in ihr befindlichen Temperaturpunkte): diese bildet für unsere Empfindung die sogenannte „Nullpunkttemperatur" (E. Hering). Dieser „physiologische Nullpunkt" ist aber nicht unveränderlich, sondern da sich die Hauttemperatur bis zu einem gewissen Grad der Umgebungstemperatur anpaßt, so sinkt er in der Kälte und steigt in der Wärme. Außerdem ist er bei gleicher äußerer Temperatur für verschiedene Hautstellen verschieden (S. 320). Im allgemeinen können wir daher sagen: kalt nennen wir jeden Körper, der unseren Kältepunkten Wärme entzieht, warm jeden, der unseren Wärmepunkten Wärme zuführt. Wasser, das die Hauttemperatur hat, wird nicht empfunden, ist für die Haut, als wäre es nicht vorhanden. Berührt man ein Stück Holz und ein Stück Metall, welche beide die nämliche Temperatur besitzen, so erscheint jenes wärmer als dieses, weil das Metall als guter Wärmeleiter der Haut schneller Wärme entzieht als das Holz. Unsere Haut ist ein relativer Wärmemesser, aber ein solcher von erheblicher Feinheit, letzteres besonders für Temperaturen, die in der Nähe der Hauttemperatur selbst liegen. Weber konnte mit den Fingern beim Eintauchen in verschieden temperiertes Wasser noch Unterschiede erkennen, wenn die Temperaturdifferenz $^1/_2$—$^1/_4$ ° C. betrug. Die Feinheit des Temperatursinnes ist an verschiedenen Körperstellen verschieden; sie hängt in erster Linie von der Dicke der Epidermis ab, indem durch diese die Wärme schlechter eindringt, sodann von der Menge der in der Raumeinheit vorhandenen Temperaturpunkte, insofern Hautgegenden, wo Wärme- und Kältepunkte dicht gedrängt stehen, einen ausgebildeten Temperatursinn besitzen. So erklärt es sich auch, daß, je größer die Hautfläche ist, die ein kalter oder warmer Körper berührt, desto feiner die Temperaturempfindung wird. Am empfindlichsten sind die Augenlider, die Lippen, die Zunge, demnächst der Ellbogen. Manche Hautstellen sind für Kälte sehr empfindlich, hingegen weniger oder garnicht für Wärme, z. B. die Konjunktiva und Kornea des Auges, die Brustwarze, die Glans penis. Dabei ist zu bemerken, daß gerade die Konjunktiva und Kornea des Auges und die Glans penis sich durch Armut an Druckpunkten auszeichnen. Umgekehrt lehrt die Erfahrung, daß die Fingerspitzen sehr empfindlich gegen mechanische Reize sind, aber sich ganz ungeeignet erweisen, feinere Temperaturunterschiede zu machen. Daraus geht hervor, daß die Orte größter Tastempfindung nicht zusammenfallen mit denen größter Temperaturempfindung.

Wärme und Kälte wird nur von der Haut aus empfunden und nicht vom Nervenstamm. Taucht man den Ellbogen in sehr heißes oder eiskaltes Wasser, so empfindet man in der Umgebung desselben Wärme und Kälte, aber niemals Wärme und Kälte in der peripherischen Ausbreitung des hier dicht unter der Haut liegenden, von der Wärme oder Kälte getroffenen Ulnarisstammes.

Ebenso wenig empfindet eine bloßgelegte Zahnpulpa Wärme oder Kälte.

Die Schleimhäute des Mundes und der Nase besitzen eine überwiegende Empfindlichkeit für Kälte; bei den übrigen Schleimhäuten (Magen, Darm) ist der Temperatursinn schwach oder gar nicht ausgebildet.

Merkwürdig ist, daß die Erregung der Kältepunkte mit Temperaturen über 45° die Empfindung „kalt" hervorruft (paradoxe Kälteempfindung, v. Frey). Nach Abrutz soll die Empfindung „heiß" dadurch zustande kommen, daß gleichzeitig Kälte- und Wärmepunkte erregt werden. Die Temperaturempfindung ist um so stärker, je schneller und je stärker der Temperaturunterschied ist.

Diese Fähigkeit der gesamten Hautoberfläche, Wärme und Kälte zu empfinden, ist von außerordentlicher Bedeutung für die Oekonomie des Tierkörpers, insofern wir dadurch von übermäßiger Wärme und Kälte, welche beide die Existenz des Organismus bedrohen, unter Umständen sogar zu zerstören imstande sind, Kenntnis erhalten und uns so gegen die Einwirkung derselben zu schützen vermögen.

Organ- und Gemeingefühle.

Außer den bisher betrachteten Berührungs- und Temperaturgefühlen kommen uns noch eine Reihe anderer Empfindungen zum Bewußtsein, die man zum Unterschied von jenen als Organ- und Gemeingefühle bezeichnet. Dazu gehören die Muskel- und Gelenkgefühle, sowie die Schmerzempfindung, ferner das Gefühl des Kitzels, Schauders, Ekels, der Wollust, des Wohlbehagens, Unbehagens, endlich Hunger und Durst. Der charakteristische Unterschied zwischen diesen Gemeingefühlen und jenen echten Sinnesempfindungen besteht darin, daß wir mittels der Druck- und Temperaturgefühle, ebenso wie durch den Gehör-, Gesicht-, Geruch- und Geschmacksinn von den Objekten und den Vorgängen der Außenwelt Kenntnis erhalten und die dadurch hervorgerufenen Empfindungen unmittelbar in die Objekte der Außenwelt selbst verlegen, während uns durch die (Organ- und) Gemeingefühle einzig und allein Zustände unseres eigenen Körpers zum Bewußtsein gelangen. Während das Druck- und Temperaturgefühl ausschließlich durch äußere Einwirkung auf die Haut und die an die Haut zunächst angrenzenden Schleimhäute zustande kommt, sind der Erregung von Gemeingefühlen fast alle Teile unseres Körpers fähig.

Allen Gefühlsnerven (N. trigeminus, glossopharyngeus, vagus, hintere Spinalnervenwurzeln in pathologischen Zuständen der Sympathikus) scheint eine Art von Empfindung gemeinsam, die Schmerzempfindung. Sie ist dadurch vor den Druck- und Temperaturgefühlen ausgezeichnet, daß sie stark von Unlustgefühlen begleitet ist, und ferner, daß sie besonders zu Reflexen Veranlassung gibt. Jede physikalische (mechanische, thermische, elektrische) oder chemische Einwirkung kann, wenn sie eine gewisse Grenze übersteigt,

eine Schmerzempfindung hervorrufen. In der Regel läßt sich der Schmerz auf starken Zug, Druck, Spannung oder auf eine Aetzung, Entzündung etc. zurückführen; es gibt aber auch einen Wärme- und Kälteschmerz. Bei chemischen Reizen beobachtet man besonders eine ausschließliche Schmerzempfindung. Die verschiedenen Teile des Körpers haben eine verschiedene Schmerzempfindlichkeit, je nachdem eine größere oder geringere Zahl Nerven sich darin verbreiten; außerdem hängt die spezifische Empfindlichkeit der Teile von der Dicke der Oberhaut ab. Der Schmerz wird durch die graue Substanz (Hinterhornzellen) des Rückenmarks geleitet (S. 473).

Bisweilen ist es schwer, zwischen Schmerzempfindungen und Unlustgefühlen zu unterscheiden. Sehr hohe Töne, starke und plötzliche Lichteindrücke, übelriechende oder schlechtschmeckende Substanzen rufen bei manchen Individuen Empfindungen ganz wie schmerzhafte Eingriffe hervor.

Nach Schiff hebt Durchschneidung der grauen Substanz des Rückenmarkes die Schmerzempfindungen auf, nicht aber die Tastempfindungen. Aehnlich gehen bei gewissen Erkrankungen des Zentralnervensystems die Schmerzempfindungen verloren, während die Tastempfindungen im wesentlichen erhalten sind.

Nach v. Frey, der auch für das Vorhandensein besonderer, von den Druck- und Temperaturnerven getrennter, spezifischer Schmerznerven eintritt, sollen nur eine Art von Empfindung, Schmerzempfindung vermitteln: die Hornhaut (mit Ausnahme des Randgebietes) und die Zahnpulpa; Schmerz- und Temperaturempfindungen: das Auge; vorwiegend Druck- und Temperaturempfindungen, weniger Schmerzempfindungen: die Mundhöhle. Hier ist auch eine umschriebene Stelle der Wangenschleimhaut gefunden, die keine Schmerzempfindung vermittelt, obwohl die Druckempfindlichkeit gut ausgebildet ist (Kiesow, v. Frey). An fast allen übrigen Teilen der Körperoberfläche sind alle drei Empfindungen für Druck, Temperatur und Schmerz vertreten.

Schmerzempfindlich ist aber nicht bloß die Körperoberfläche, die Haut, sondern auch die Muskeln, quergestreifte und glatte, ferner die Gelenke, das Periost. Von den Drüsen sind sicher schmerzempfindlich die Geschlechtsdrüsen. Bemerkenswert ist, daß in den Lungen ausgedehnte Zerstörungsprozesse vor sich gehen können ohne Schmerz hervorzurufen. Das Gehirn, insbesondere die Rinde, entbehrt ebenfalls der Schmerzempfindlichkeit, nicht aber die Hirnhäute. Schmerzunempfindlich ist ferner die Schleimhaut des Magens und des Darms und nach Lenander das Peritoneum viscerale, nicht aber das Peritoneum perietale. Bekannt ist, daß die Aufmerksamkeit eine große Rolle spielt. Durch energische Ablenkung derselben auf einen anderen Gegenstand kann man den Schmerz weniger empfindlich machen oder unterdrücken. (Vergl. Kant: Von der Macht des Gemütes, durch den bloßen Vorsatz seiner krankhaften Gefühle Meister zu sein.)

Die Schmerzempfindungen sind auch nicht alle gleichartig; so erscheinen die der Haut anders als von inneren Organen. Auch

die Hautempfindungen sind wieder verschieden. Wir sprechen von schneidenden, brennenden, stechenden, klopfenden Schmerzen.

Der Schmerz wird um so leichter empfunden, je größer die angegriffene Oberfläche ist. Man kann daher in Wasser von 50° C. einen Finger eintauchen, ohne Schmerz zu empfinden (vielmehr hat man hier nur eine Temperaturempfindung), während man beim Eintauchen der Hand Schmerz empfindet. Der Wärmeschmerz entsteht erst von ca. 48° C. ab, der Kälteschmerz bereits von ca. 10° C. abwärts. Weber fand auch, daß ein um 25° C. höher als sein Finger temperiertes Wasser mehr geeignet war, Schmerz zu erzeugen, als ein solches, dessen Temperatur 25° C. unter der Fingertemperatur lag. Die Schmerzempfindung unterscheidet sich von der Berührungs- und Druckempfindung auch dadurch, daß sie nicht wie diese von der Haut, sondern auch vom Nervenstamm aus hervorgerufen werden kann. Taucht man den Ellbogen in heißes oder eiskaltes Wasser, so hat man, wie erwähnt, nur an der eingetauchten Hautpartie Empfindung von Wärme resp. Kälte, vom Stamm der Ulnaris aus, also in dessen peripherischer Ausbreitung empfindet man niemals Wärme oder Kälte, höchstens Schmerz. Endlich unterscheidet sich die Schmerzempfindung auch dadurch von den echten Sinnesempfindungen, daß zwischen Schmerz-erregender Einwirkung und Beginn des Schmerzes oft ein über mehrere Sekunden ausgedehntes Intervall liegt und auch die Nachdauer des Schmerzes oft außerordentlich lange anhält. Die sog. Irradiation des Schmerzes, seine Ausbreitung in einem Hof um den direkt affizierten Punkt (Zahnweh mit Gesichtschmerz verbunden u. a.) beruht auf einer Mitempfindung (S. 493). Pathologisch tritt der Schmerz auch in normal wenig empfindlichen Stellen auf; Knochen, Bauchfell, Muskeln, können der Sitz sehr heftiger Schmerzen werden. Bei dem Tetanus, der zu Zeiten gewisse Muskeln befällt (Gastroknemius, Semitendinosus), sowie bei der Trichinosis treten sehr heftige Schmerzen in den Muskeln auf; hierher gehören auch die überaus heftigen Schmerzen, welche die tetanische Zusammenziehung der glatten Muskelfasern des Darms bei der Kolik und des Uterus beim Gebären (Wehen) verursachen.

Mit dem Schmerzgefühl ist nicht selten das Ermüdungsgefühl verbunden; nach heftiger Tätigkeit willkürlicher Muskeln empfinden wir Ermüdung, zuweilen daneben auch Schmerz.

Außer dem Schmerz- und Ermüdungsgefühl vermitteln uns die Muskeln, Sehnen und Gelenke Empfindungen, die wir zu quantitativen Abschätzungen verwerten. Wir werden uns der Größe der Muskelanstrengung, die notwendig ist, ein Gewicht zu erheben, bewußt und der Dehnung, die ein an den schlaffen Gliedern ziehendes Gewicht bewirkt. Das Vermögen, mittels der Empfindung von dem Grade der Muskelspannung das Gewicht eines Körpers abzuschätzen, bezeichnet man als Muskelsinn. Das anatomische Substrat für diese Muskelgefühle ist in besonders gebauten Nervenendigungen in den Muskeln (Muskelspindeln), deren bindegewebiger Hülle (Perimysium), den Sehnen (Sehnenspindeln) und Gelenken zu suchen (S. 452). Ueber die Feinheit des Muskelsinns hat Weber Versuche in der Weise angestellt, daß er ein Tuch, in das Gewichte gelegt waren, an seinen 4 Zipfeln kräftig ergriff, damit in der Reibung kein Unterschied entstand und somit das Druck-

gefühl möglichst außer Spiel blieb, und nun die Gewichte mit Hülfe der Vorderarmmuskeln, die das Ellenbogengelenk beugen, abwog (Bewußtwerden der Größe oder Stärke der aktiven Bewegung). Weber fand so, daß der Muskelsinn ebenso wenig wie der Drucksinn der Haut eine absolute Gewichtschätzung gestattet, wohl aber in Rücksicht der Schätzung von Gewichtsdifferenzen den Drucksinn noch an Feinheit übertrifft. Mittels des Muskelsinnes konnte er Gewichte unterscheiden, die sich wie 39 : 40 verhielten, während er mittels des Drucksinns der Haut nur Gewichte im Verhältnis von 29 : 30 zu unterscheiden imstande war (S. 540). Die Gefühle oder besser die Wahrnehmungen vom Zustande der Muskeln, ihrer Dehnung oder Spannung, ihrer Kontraktion sind mit weniger entwickelten Lokalzeichen verbunden als die Hautgefühle. Die Muskelgefühle können mit Druckgefühlen für die Erzeugung von Druckvorstellungen zusammentreten.

Außer den Muskelgefühlen kann man die Bewegungsempfindungen unterscheiden. Ihre Reizschwelle bemißt Goldscheider nach dem Winkel, um den die durch ein Gelenk verbundenen Knochen bewegt werden müssen, um die Lageänderung der Körperteile bei passiver Bewegung (ohne Zuhilfenahme des Gesichtsinnes) wahrzunehmen. Dieser Winkel beträgt bei den verschiedenen Gelenken zwischen $^{1}/_{4}$ und $1^{1}/_{4}{}^{0}$.

Mit Hülfe der Muskelgefühls- und Bewegungsempfindungen werden wir über die Lage und den Spannungzustand unserer Glieder unterrichtet und regulieren wir alle unsere Körperbewegungen. Auch für unsere Raumvorstellung sind sie von allergrößter Bedeutung. Unterstützend wirken hier die Hautempfindungen mit.

Von den sensiblen Muskelnerven sind Reflexwirkungen auf die Skelettmuskeln und auf den Blutdruck nachgewiesen. Die Bedeutung der sensiblen Erregungen überhaupt für die Gliederhaltung geht schon aus dem Bell'schen Versuche am Frosch hervor. Auf der Seite der durchschnittenen hinteren Wurzeln kann man die hintere Extremität in jede beliebige Lage bringen, ohne daß eine Reaktion eintritt. Die Wichtigkeit des Muskelgefühls zeigt sich, wenn man einem Frosch die Haut abzieht; auch dann vermag er noch koordinierte Bewegungen auszuführen. Welche hohe Bedeutung den Muskelgefühlen zukommt, und wie wichtig sie für die feinste Abstufung der Bewegungen sind, zeigen am deutlichsten die Augenbewegungen und die Stimme und Sprache.

Wird der Muskelsinn (Muskelgefühl und Bewegungsempfindung) für einen Körperteil geschwächt oder aufgehoben, so treten bei den Bewegungen krankhafte Störungen auf, welche man als Ataxie bezeichnet, und die in mangelhafter Koordination, in einer Beeinträchtigung des Zusammenwirkens und der Abstufung der Muskelkontraktionen bestehen. Hierher gehört auch der ataktische Gang bei Tabes dorsalis. Ein solcher Patient schleudert die Beine in gestreckter oder überstreckter Haltung nach vorn und setzt sie stampfend auf die Ferse auf. Auch das Stehen ist erschwert. Fällt die Korrektur durch den Gesichtsinn fort, im dunklen oder bei geschlossenen Augen, so schwanken die Patienten

und fallen leicht um, wenn man sie mit geschlossenen Füßen, also bei kleinster Unterstützungsfläche, stehen läßt. Daher suchen sie mit gespreizten Füßen zu stehen und zu gehen, um die Unterstützungsfläche zu vergrößern.

Ueber die übrigen Gemeingefühle ist wenig Sicheres bekannt. Kitzel-, Schauder- und Wollustgefühl werden vorzugsweise durch die schwächsten Grade mechanischer oder thermischer Hautreize veranlaßt, so das Kitzelgefühl bei der leisesten Berührung der Lippengegend, der Nasenöffnungen, der Fußsohle, das Schaudergefühl durch leise Berührung der Rückenhaut mit mäßig kalten Gegenständen. Häufig entstehen sie als Begleiterscheinungen im Gefolge anderer echter Sinnesempfindungen. So z. B. entsteht bei vielen Personen ein die ganze Körperoberfläche überrieselndes Schaudergefühl in Begleitung hoher schriller Gehörseindrücke (Kratzen eines Messers auf Glas) oder in Begleitung intensiv saurer Geschmacksempfindungen, ebenso das Ekelgefühl in Begleitung fauliger Geschmacks- oder übler Geruchseindrücke; ja bei manchen vermag schon die Vorstellung solcher Empfindungen Schauder- und Ekelgefühl zu erwecken. Hunger- und Durstgefühl stellen sich ein, wenn seit der Einführung von Speise und Trank eine gewisse Zeit verflossen ist, die bald kleiner, bald größer ist. Alle diese Erfahrungen machen es wahrscheinlich, daß die Gemeingefühle meist sekundäre Folgen der primär ausgelösten echten Sinnesempfindungen sind, hervorgerufen durch eine im Gehirn zustande kommende Irradiation der Erregung (S. 493).

Die ersten Hungergefühle treten unter abnormen Sensationen in der Magengegend (Wehgefühl, Kollern und Gurgeln im Leibe) auf und werden schon durch eine gewisse Anfüllung des Magens mit Speisen, ja selbst mit unverdaulichen Stoffen für eine Weile beschwichtigt; es geht demnach das erste Hungergefühl vom Magen aus. Nach kurzer Zeit stellt sich jedoch das allgemeine Hungergefühl ein und wird erst gänzlich beseitigt, wenn eine reichliche Resorption von Nährstoffen stattgefunden; daher bei Duodenalfisteln ungeachtet des gefüllten Magens das Hungergefühl bestehen bleibt. Ueber die Nervenbahnen, welche das Hungergefühl vermitteln, ist nichts sicheres festgestellt. Aus der Beobachtung von Longet, daß noch nach Durchschneidung der Nn. vagi und glossopharyngei das Hungergefühl fortbesteht, läßt sich einmal schließen, daß dasselbe zentralen Ursprungs sein, vom Gehirn ausgehen kann, und daß es von Seiten anderer Nerven als der Magen- und Geschmacksnerven, vielleicht seitens der Geruchs- und Sehnerven angeregt werden kann. Das Durstgefühl geht von der Schleimhaut der Mundhöhle und des Schlundes aus, gibt sich durch Trockenheit und Brennen im Schlunde kund und ist bedingt durch Abnahme des Wassergehaltes der Mund- und Rachenhöhle infolge Austrocknens derselben (längeres Sprechen oder Singen, Einatmen trockner Luft, Kauen trockner Speisen), besonderes infolge von reichlichem Wasserverlust durch Schwitzen, durch profuse Diarrhöen u. a. Bei Anfeuchtung der Mundhöhle mit Wasser wird das lokale Durstgefühl zunächst beschwichtigt, um sehr bald als allgemeines wiederzukehren. Ein solches allgemeines Durstgefühl kann nur durch Ersatz des in Verlust gegangenen Wassers beseitigt werden, am schnellsten nach Dupuytren durch Einspritzen von Wasser in die

Venen, langsamer durch Aufnahme von Getränk. Auch das Durstgefühl kann zentralen Ursprunges sein, vom Gehirn ausgehen, wie einmal daraus sich ergibt, daß auch nach Durchschneidung der zum Mund und Rachen gehenden Nerven: Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus die Tiere ziemlich ebenso viel trinken, als in der Norm, ferner daraus, daß bei gewissen Affektionen des Gehirns Durstgefühl nicht mehr auftritt.

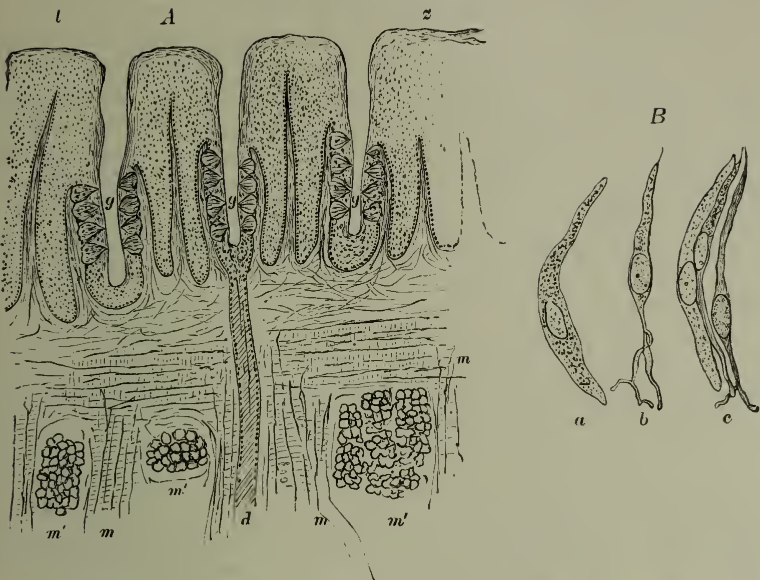
Der Geschmacksinn.

Unsere Kenntnisse von diesem Sinn, den man mit Recht als den chemischen bezeichnet, weisen noch beträchtliche Lücken auf. Schon über die Grenzen seiner Ausbreitung ist man lange Zeit im Zweifel gewesen, weil das Schmecken meist mit andern Sinnesempfindungen (Geruchs- und Gefühlsempfindungen) innig verknüpft ist; es empfiehlt sich daher, bei Versuchen über den Geschmack den Geruchsinn durch Versperren der Nasenlöcher auszuschalten.

Der Zungenrücken, der wichtigste Träger des Geschmackes, ist an seiner Oberfläche mit Papillen besetzt, von denen man unterscheidet: papillae filiforms, fungiformes, foliatae und vallatae. Fest steht, daß die Zunge ganz hinten an ihrer Wurzel des feinsten Schmeckens fähig ist, hier tritt eine im Halbkreis stehende Reihe wallförmiger Papillen schon dem bloßen Auge deutlich hervor. An diesen sind in reicher Zahl eigentümliche Gebilde gefunden worden, Lovén's „Geschmacksknospen", Schwalbe's „Schmeckbecher". Bei allen bislang untersuchten Säugern findet man an den Pap. vallatae zwischen dem geschichteten Pflasterepithel Schmeckbecher, bei einigen finden sie sich nur in dem durch den Wall geschützten Seitenabhange der Papillen, bei anderen (Mensch, Hund, Kaninchen, Hase, Ratte, Maus) auch an dem Seitenabhange des Ringwalls, beim Menschen und anderen Säugern kommen sie vereinzelt auf der freien Oberfläche der umwallten Papillen vor; beim Menschen und bei den Nagern endlich sind Schmeckbecher auch in den Pap. foliatae anzutreffen.

Beim Kaninchen und Hasen kommt außer den (nur 2 an Zahl vorhandenen) Papillen an jeder Seite der Zungenwurzel ein eigentümliches Geschmacksorgan in Form einer von Querfurchen durchzogenen ovalen Erhabenheit vor, die sog. Geschmacksleiste (Fig. 99, A, l). Die kolbenartigen Geschmacksknospen (A, g) länglich ovale, etwa $^1/_2$ mm lange und $^1/_{25}$ mm breite Gebilde, münden an der Oberfläche der Seitenwände der Papillen mit einer schmalen Oeffnung, dem Porus; sie bestehen aus zwiebelartig in einander gefügten und wie die Dauben eines Fasses gekrümmten Deckzellen (B, a) und den dünnen langen Schmeckzellen (B, b), die den von den Deckzellen gebildeten Hohlraum einnehmen (bei c sieht man eine Deckzelle im Zusammenhang mit zwei Schmeckzellen). Der obere Fortsatz der Schmeckzelle trägt eine kurze feine, stäbchen- und härchenähnliche Spitze, die noch innerhalb des Porus liegt und nur selten daraus hervorragt. Der untere Fortsatz ist dünn und teilt sich wieder in mehrere Aeste; die Fasern der Geschmacksnerven bilden nach

Fig. 99.



Geschmacksorgan. A Senkrechter Durchschnitt durch das seitliche Geschmacksorgan der Kaninchenzunge. B Isolierte Deck- und Schmeckzellen.

Retzius zwischen den Schmeckzellen ein feines Netzwerk mit freien Endigungen. In beiden Geschmacksleisten schätzt Schwalbe die Zahl der Schmeckbecher auf 14—15000, beim Schaf und Schwein auf 9500, beim Rind auf 35000.

Solche Schmeckbecher hat man auch in den anderen Papillenformen, indes nur spärlich, gefunden. Beim Menschen sind ferner Schmeckbecher gefunden und daher mit Schmeckfähigkeit ausgerüstet außer dem Zungenrücken: der weiche Gaumen (nicht aber Uvula, zweifelhaft sind Tonsillen, Arcus palato-glossus, Palatum durum), die hintere Rachenwand, die hintere Fläche der Epiglottis. Merkwürdiger Weise hat man sogar im Innern des Kehlkopfes eine Unterscheidung für süß und bitter feststellen können. Beim Kind erstreckt sich die Ausbreitung des Geschmacksorganes weiter, auch auf Zungenmitte und Wangenschleimhaut, die beim Erwachsenen nicht schmeckfähig sind.

Der N. glossopharyngeus (S. 506) ist zweifellos der eigentliche Geschmacksnerv für das hinterste Drittel der Zunge von den wallförmigen Papillen ab, während der N. lingualis vom Trigeminus (S. 500) vorherrschend der Gefühlsnerv der Zunge und für die Zungenspitze und die beiden vorderen Drittel der Zunge auch Geschmacksnerv ist; diese Geschmacksfasern werden ihm zumeist durch die Chorda tympani vom Facialis zugeführt, die aber in letzter Linie gleichfalls dem Glossopharyngeus (S. 500, 503) entstammen. Im Einklang hiermit steht die interessante Beobachtung von v. Vintschgau und Hönigschmied u. a., daß nach einseitiger Durchschneidung des Glossopharyngeus bei jungen Kaninchen die Schmeckbecher am Zungengrunde auf der operierten Seite schon

innerhalb 12 Tagen vollständig schwinden und an ihre Stelle ein gewöhnliches Plattenepithel tritt, eine Erfahrung, die analog der Degeneration der von ihren Nervenzellen abgetrennten Nervenfasern (S. 433), für den Zusammenhang der Geschmacksnerven mit den Schmeckbechern den physiologischen Beweis erbringt. Nach anderen treten die Chordafasern zentralwärts wieder zum Trigeminus über. Für Epiglottis und Kehlkopf ist der Laryngus sup. vom Vagus der Geschmacksnerv. Die Schmecksphäre liegt in der Hirnrinde (Fig. 91, Gustus; S. 485).

Man unterscheidet etwa 6 Qualitäten des Geschmacks: süß, bitter, salzig, sauer, laugenartig und metallisch. Reine Geschmäcke scheinen nur die 4 ersten (nach Sternberg nur Süß und Bitter) zu sein: die beiden anderen, laugenartig und metallisch, dürften durch Kombination von Geschmacks- und Tasterregungen zustande kommen, so besonders der saure zusammenziehende (adstringierende) Geschmack. Fader Geschmack ist nach Oehrwall für den Geschmacksinn, was Schwarz für den Gesichtsinn. Sauer schmecken diejenigen Verbindungen, welche die Chemie als Säuren bezeichnet; die Aetz- und kohlensauren Alkalien haben einen unangenehmen laugen- oder seifenartigen Geschmack. Salzig schmecken eine Reihe von Verbindungen von Säuren mit Alkalien, die chemisch als Salze bezeichnet werden; doch gibt es Ausnahmen hiervon, so z. B. schmeckt Magnesiumsulfat bitter, neutrales Bleiazetat (Bleizucker) süß. Süß schmecken nach W. Sternberg 3 Gruppen: die mehratomigen Alkohole mit höherem Kohlenstoffgehalt [$C_3H_5(HO)_2$ Glykokol, $C_3H_5(HO)_3$ Glyzerin, $C_6H_6(HO)_6$ Traubenzucker, $C_{12}H_{11}(HO)_{11}$ Rohrzucker u. s. w.], ferner die (Mono-) Amidosäuren, endlich die löslichen Salze von Blei, Aluminium, Bor und Beryll; bitter schmecken ebenfalls 3 Gruppen: die N-haltigen Alkaloide (z. B. Chinin, Strychnin, Morphin), ferner die N-freien Saccharate, Metallalkoholate, Glykoside und sog. Bitterstoffe, endlich die Salze im Magnesium, Calcium, Zink, Baryum u. a. Uebrigens sind die tatsächlich vorkommenden Geschmackswahrnehmungen immer komplexe Empfindungen (zusammengesetzt aus Geschmacks-, Geruchs- und Tastempfindungen), deren einzelne Komponenten zu bestimmen oft schwierig ist.

Als oberstes Gesetz gilt, daß nur diejenigen Stoffe schmecken, d. h. eine Geschmacksempfindung erzeugen, welche gelöst eingeführt werden oder in der Mundflüssigkeit löslich sind. Nur im gelösten Zustande können sie auf dem Wege der Hydrodiffusion (S. 193) in den kapillaren Spalt zwischen den Abhängen der Papillen (Fig. 99, A) und auf die frei in die kapillare Flüssigkeitschicht hineinragenden Stäbchen oder Härchen der Schmeckzellen einwirken. Ungelöste oder kolloidale Substanzen, wie Eiweiß, Gummi, Stärkemehl sind nicht schmeckbar.

Untersuchungen von Oehrwall und Goldscheider haben gelehrt, daß die Papillae fungiformes nicht für alle Geschmacksqualitäten in gleichem Grade empfindlich sind. Des weiteren hat

sich ergeben, daß überhaupt die Verteilung der Geschmacksempfindung in der Mundhöhle für die Hauptqualitäten eine reguläre ist. Süß wird hauptsächlich an der Zungenspitze, bitter hauptsächlich im Bereich der Papillae circumvallatae an der Zungenbasis, sauer hauptsächlich in der Mitte des Zungenrandes empfunden; salzig wird an der ganzen Zungengeschmackzone annähernd gleich stark geschmeckt.

Auch Kompensationen, Aufhebung zweier Qualitäten bis zur Indifferenz, sind beschrieben worden, so zwischen süß und bitter, süß und salzig, salzig und sauer, und sauer und bitter. Am besten gelingt das in verdünnten Lösungen.

Im allgemeinen zeigen die Tiere eine Vorliebe für den süßen und den salzigen Geschmack, letzteres besonders die Herbivoren (S. 301); bitter und sauer schmeckende Stoffe werden in der Regel verschmäht. Mittels des Geschmacksinnes im Verein mit dem Geruchsinn wählen die Tiere die ihnen zusagenden Futtermittel aus. Erst sehr intensives Hungergefühl veranlaßt die Tiere, ihnen sonst nicht schmeckende Futterstoffe zu sich zu nehmen.

Um zu verstehen, wie die einzelnen verschiedenen Geschmacksempfindungen zustande kommen, muß man zu der Hypothese greifen, daß für jede Geschmacksqualität eigene Geschmacksfasern vorhanden sind. Unter dieser Annahme sind auch allein die Erfahrungen über die regionäre Verteilung der Geschmacksqualitäten zu verstehen. Sie weisen darauf hin, daß die einzelnen Fasergattungen sich nicht überall in gleicher Verbreitung vorfinden. Kokaïn hebt, auf die Zunge gebracht, die Geschmacksempfindlichkeit für Bitter auf und zwar viel früher als die Schmerz- und Tastempfindlichkeit; die Gymnemasäure (aus Gymnema silvestre) hebt die Empfindlichkeit für süß und bitter auf.

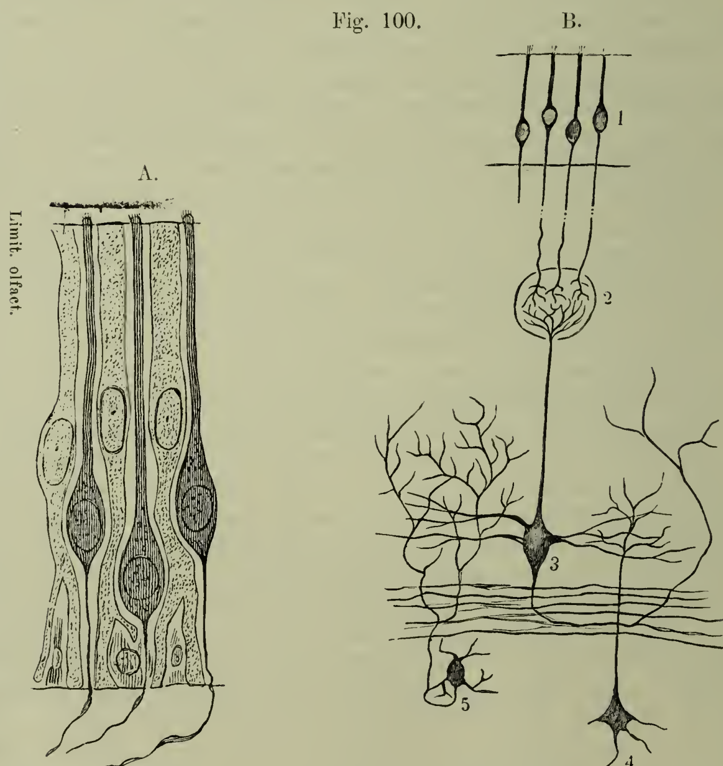
Neuerdings hat man auch die physikalische Chemie auf den Geschmack sehr verdünnter Lösungen angewandt, indem man aequimolekulare Lösungen verglich, in denen die Elektrolyte vollständig dissociiert waren. Kahlenberg fand, daß $^1/_{800}$ norm. Salzsäurelösung noch sauer schmeckt, während $^1/_{800}$ norm. Kochsalzlösung vollkommen geschmacklos ist. Der saure Geschmack einer solchen HCl-Lösung dürfte danach den Wasserstoffionen zuzuschreiben sein.

Sulzer (1752) hat zuerst bei Applikation eines Silber- und eines Kupferplättchens an die Zunge, die außen durch einen Draht verbunden waren, eine eigentümliche Geschmacksempfindung entdeckt. Volta hat dann die Erscheinung auf den durch die Metalle und den feuchten Leiter hervorgerufenen konstanten Strom zurückgeführt. Schickt man durch die Zunge einen konstanten Strom, so ruft, wie Hermann und Laserstein nachgewiesen, nicht die Stromschwankung, sondern der Strom selbst während seiner Dauer an der Anode einen säuerlichen, an der Kathode einen alkalischen oder bitteren (herben) Geschmack hervor. Beim Oeffnen des Stromes hat man einen Nachgeschmack, wobei nicht selten sich die Geschmacksempfindungen umkehren. Wahrscheinlich beruht der elektrische Geschmack der Hauptsache nach auf der elektrischen Dissoziation des Speichels (nach Hermann an den Nervenenden durch innere Polarisation); daneben findet sich möglicherweise auch eine direkte Erregung der Endigungen der Geschmacksnerven.

Der Geruchsinn.

Der Mechanismus des Riechens besteht darin, daß mittels eines Luftstromes die riechbaren Teile in die Nasenhöhle eingesogen werden. Dort kommen sie in Berührung mit der Regio olfactoria, der Nasenschleimhaut, welche den größten Teil der oberen Muschel und den ihr gegenüberliegenden Teil des Septums einnimmt, und welche sich schon durch ihre Färbung von dem übrigen Teil der Nasenschleimhaut, Regio respiratoria, Schneider'sche (1635) Membran, abhebt. Beim Hunde und Kaninchen sieht die Regio olfactoria braun, beim Menschen und den übrigen Säugern mehr geblich aus. In ihr kommen eigentümliche Gebilde, die Riechzellen, vor, die als peripherische Endorgane des Geruchsinnes anzusehen sind. Daneben finden sich, wie in der übrigen Nasenschleimhaut, Endigungen des Trigeminus, welche die allgemeine Sensibilität vermitteln. Außerdem besitzt die ganze Nasenschleimhaut zahlreiche Drüsen, welche einen Uebergang zwischen azinösen und tubulösen Drüsen darstellen.

Fig. 100.



A. Riech- und Stützzellen aus der Riechschleimhaut des Menschen, schematisch (nach Henle-Merkel).

B. Schema des zentralen Riechnervenverlaufes. 1 Riechzellen der Nasenschleimhaut. 2 Glomerulus im Bulbus olfactorius. 3 Mitralzelle. 4 Zelle der Körnerschicht. 5 Zelle mit vielfach verzweigtem Achsenzylinderfortsatz.

Der untere rot gefärbte Teil der Nasenschleimhaut, die Regio respiratoria (in der sich die Nn. nasales ant. und post. vom 2. Ast des Trigeminus verbreiten) vermittelt nur die Gefühlsempfindungen der Nase; er trägt von der vorderen Grenze der knöchernen Nase bis zu den Choanen Flimmerzellen. In der Regio olfactoria (Fig. 100, A) treten an Stelle des Flimmerepithels langgestreckte Zylinderzellen auf, und diese wechseln ab mit spindelförmigen Gebilden, die nur einen kurzen mit gelbrotem Pigment erfüllten Zellleib nebst Kern (der indes immer tiefer steht, als der der Zylinderzellen) und zwei Fortsätze zeigen; der obere stäbchenförmige Fortsatz endet in gleicher Höhe mit den Zylinderepithelien auf der Oberfläche der Schleimhaut, der untere sehr dünne und variköse Fortsatz steht mit den myelinfreien Endästen des Riechnerven in direkter Verbindung. Die spindelförmigen Gebilde hat ihr Entdecker M. Schultze Riechzellen genannt. Solche Riechzellen sind bei den verschiedensten Säugern sowie bei Fischen gefunden worden. Bei Vögeln, Amphibien, Reptilien sind die Riechzellen mit 4 bis 10 zarten Haaren (Riechhärchen) besetzt, die teils steif und unbeweglich sind, teils eine langsam schwingende Bewegung erkennen lassen, ganz ähnliche Gebilde wie im peripherischen Endapparate des Geschmacksnerven (S. 549).

In der Regio olfactoria treten auch eigentümliche schlauchförmige Drüsen auf, die Bowman'schen Drüsen, deren rundliche Epithelzellen bräunliches Pigment enthalten; sie öffnen sich mit enger Mündung frei nach der Oberfläche.

Das sog. Jacobson'sche Organ in der Nasenhöhle, bei Herbivoren am deutlichsten, bei Karnivoren schwächer entwickelt, hat die physiologische Bedeutung der Regio olfactoria; auch hier finden sich zwischen den Flimmerzellen der Schleimhaut nach Balogh teils Stäbchen, teils Körnchenzellen, deren untere Fortsätze mit Olfactoriusfasern in Verbindung treten.

Der spezifische Nerv für die Geruchsempfindungen ist der N. olfactorius, dessen Endausbreitungen an die Riechzellen treten; im Bulbus olfactorius splittern sich die Nervenfasern mit freien Endbäumchen auf, die einen kugeligen Körper, den Glomerulus bilden (Fig. 100, B, 2). Von hier aus beginnt ein neuer Neuron, Mitralzelle genannt, der hirnwärtsziehend in der Rinde des Gyrus hippocampi (Fig. 90, O, S. 484; S. 485) endigt. Hier liegt das Zentrum für den Geruchsinn, die Riechsphäre. Die in der Nasenschleimhaut sich verbreitenden Trigeminusfasern können durch gewisse gasförmige Substanzen (Ammoniak, Essigsäure) gereizt werden, sie vermitteln die als „brennend, stechend, prickelnd" bezeichneten Eigenschaften des Geruchs. Ob der Trigeminus auch eigentliche Geruchsempfindungen vermittelt, läßt sich nicht sicher sagen.

Die riechbaren Stoffe wirken nicht bloß in Gasform auf die Riechzellen, sondern auch in Form feinster Tröpfchen oder feinster Partikelchen; auch als duftende Flüssigkeiten bewirken sie eine Geruchsempfindung, nur darf durch die Flüssigkeit selbst die Riechschleimhaut nicht angegriffen und ihre Oberfläche, die Riechzellen, so verändert werden, daß dadurch die Geruchsperzeption aufgehoben wird. Als eine vollkommen indifferente Lösung für die Nasenschleimhaut erweist sich nach E. Aronsohn körperwarme

$^3/_4$proz. Kochsalzlösung, während Wasser die Schleimhaut rasch angreift und die Riechfähigkeit aufhebt. Deshalb müssen Lösungen riechbarer Stoffe in jener Kochsalzlösung der Nase zugeführt werden. Der Riechakt geschieht einmal von vorn durch die Nasenöffnungen bei der Einatmung, wobei der das Riechen vermittelnde Teil des Luftstroms durch die vordere Hälfte des Nasenloches steil nach oben aufsteigt. Der Hauptstrom der eingeatmeten Luft geht nach Paulsen bogenförmig nach hinten, mehr am Septum als an den Muscheln entlang. Die Regio olfactoria bleibt von dem eigentlichen Atmungstrom unberührt. Je mehr Luft wir einziehen, ein desto größerer Zweig des Luftstroms steigt zur Regio olfactoria auf, desto intensiver ist der Sinneseindruck. Wir schließen deshalb den Mund, um alle Luft samt den riechbaren Stoffen durch die Nase streichen zu lassen. Hält man den Atem an, so hört jede Geruchsempfindung auf, selbst wenn man sich in einer mit starken Gerüchen geschwängerten Atmosphäre befindet. Wollen wir bei schwachen Gerüchen möglichst viel von den riechbaren Teilchen möglichst schnell in die Nase bekommen, so machen wir rasch aufeinander folgende kleine Inspirationen bei geschlossenem Munde, wodurch stärkere Luftwirbel in der Nase entstehen. Vorzugsweise die Tiere benutzen diese Art des Riechens beim sog. Spüren, Schnüffeln, Schnobbern. Das Riechen kann aber auch von hinten durch die Choanen geschehen. Dieser mit riechenden Teilchen beladene Exspirationsstrom setzt beim Kauen und besonders beim Schlucken ein. Er erzeugt eine schwächere Geruchsempfindung, ist aber nach W. Nagel insbesondere für den Menschen biologisch wichtiger, weil dadurch die Sekretion der Verdauungsäfte angeregt wird (S. 555). Bei vielen Tieren dient das Geruchsorgan vorzüglich zur Aufsuchung der Nahrung.

Für den Riechnerven bilden chemische Stoffe den adäquaten Reiz; ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen chemischer Konstitution und Riechfähigkeit hat sich noch nicht ergeben. Weder durch mechanische noch durch thermische Reizung gelingt es, eine Geruchsempfindung auszulösen. Die Einwirkung der riechbaren Stoffe auf die Nervenenden kann man sich in einfachster Weise so vorstellen, daß die reizenden chemischen Teilchen, die Riechstoffe, sich in der dünnen Flüssigkeitschicht der Riechschleimhaut lösen. Der Riechnerv oder richtiger dessen Neuronzellen ermüden nach Aronsohn auf Applikation eines und desselben Reizes erst nach 3—5 Minuten und bedürfen zur völligen Erholung mindestens eine Minute Zeit. Zwaardemaker hat den Versuch gemacht, 9 Geruchsqualitäten zu unterscheiden, ohne indes bisher damit allgemeine Anerkennung zu finden. Das liegt daran, daß beim Geruch, im Gegensatz zum Geschmack, sich keine scharf umschriebenen Qualitäten aufstellen lassen. Bemerkenswert ist auch, daß man die Gerüche meist nach den Substanzen benennt, von denen sie ausgehen. Eine häufige Unterscheidung ist die in angenehme oder Wohlgerüche und unangenehme oder üble Gerüche. Doch existieren gerade hier

individuelle Unterschiede derart, daß Stoffe, die dem Einen übel riechen, dem Anderen noch nicht als übelriechend erscheinen. Meist sind die widerwärtig riechenden Stoffe, wie Schwefelwasserstoff, Phosphorwasserstoff und andere zumal bei der Fäulnis sich entwickelnden Gase dem Organismus verderblich (S. 111). Das Geruchsorgan ist daher auch in dieser Hinsicht von nicht zu unterschätzender Bedeutung, indem durch Vermittelung desselben die Tiere befähigt werden, widerwärtig riechende und ihnen meist schädliche Luftarten zu meiden. Viele Substanzen, wie Aether, manche Alkohole, Chloroform, Benzol, Terpentin, Kampher, Moschus, ätherische Oele u. a. lassen sich durch ihren spezifischen Geruch schon in kleinen Mengen scharf erkennen. Bemerkenswert ist endlich, daß verschiedene Gerüche, wie Zwaardemaker zuerst gelehrt hat, in geeignetem Verhältnis mit einander gemischt, sich kompensieren, gleichsam neutralisieren können; so kann Kautschukgeruch in passender Intensität den Geruch von Wachs, Tolubalsam, Paraffin, Ammoniakgeruch den von Essigsäure aufheben. Bei starker Intensität tritt Wettstreit der Gerüche ein. Auch Mischgerüche, wobei zwei gleichzeitige Geruchsqualitäten eine andersartige hervorrufen, kommen vor.

Die Bedeutung des Geruchsorgans für die reflektorische Erregung der Sekretionen seitens der Verdauungsdrüsen ist oben hervorgehoben; schon der Geruch einer leckeren Speise regt bei Menschen und Tieren den Appetit an und ruft reichliche Sekretion von Speichel und, wie die Beobachtung an Magenfistelhunden lehrt, auch von Magensaft (S. 144) hervor. (Die zentripetale Bahn bildet der Olfactorius, das Zentralorgan: das Gehirn und die Speichelzentren der Med. oblongata, die zentrifugale Bahn: die zu den Speicheldrüsen gehenden sekretorischen Nerven: Chorda tympani [S. 504] und N. Jacobsoni [S. 506]).

Nach Passy werden noch $^1/_{1000}$ mg Orangeessenz oder Rosmarin, $^1/_{10\,000}$ mg Pfefferminzöl und $^1/_{20\,000}$ mg (künstlicher) Moschus pro Liter Luft deutlich als solche gerochen. In noch viel kleineren Mengen erregen nach Fischer und Penzoldt Chlorphenol und Merkaptan (0,00000004 mg pro 1 Ltr.) die Geruchsempfindung. Wenn auch obigen Zahlen keine absolute Giltigkeit zukommt, so zeigen sie doch, daß eine große Feinheit der Geruchsreaktion besteht und daß die einzelnen Riechstoffe in verschiedenen, häufig minimalen Mengen erregend wirken. Von geradezu an das Unglaubliche streifender Feinheit ist die Entwicklung des Geruchsinnes bei den Tieren, bei denen dieser Sinn überhaupt eine große Rolle spielt, u. a. auch zu ihren Geschlechtsfunktionen in Beziehung steht. Jagdhunde erkennen durch den Geruch die Spur eines Wildes, das sich oft in der Entfernung von einem bis mehreren Kilometern befindet; von der Winzigkeit der hier in Betracht kommenden riechbaren Stoffe kann man sich keine greifbare Vorstellung machen.

Ueber das Zustandekommen der verschiedenen Gerüche hat man, ebenso wie beim Geschmack, die Hypothese gemacht, daß mit verschiedenen Riechzellen verschiedene Gattungen von Nervenfasern verknüpft sind, von denen die einen durch diese, die anderen durch jene Geruchsqualitäten angesprochen werden und so die verschiedenen Geruchsqualitäten dem Zentrum übermitteln. Für die spezifischen Energien der Riechnervenfasern oder richtiger der Ganglien-

zellen der Riechsphäre tritt auch Zwaardemaker ein, der sich neuerdings eingehend mit der Physiologie des Geruches beschäftigt hat, und dem wir viele wichtige Aufschlüsse verdanken. Von ihm stammt auch eine Methode, die Empfindlichkeit des Geruchsorganes für einen bestimmten Riechstoff zu messen (Olfactometrie) und ferner eine Methode, die Riechkraft verschiedener Stoffe vergleichend zu bestimmen.

Der Gehörsinn.

Schall ist der allgemeine Ausdruck für diejenige Bewegung elastischer materieller Teile, welche bis zu unserem Ohr fortgepflanzt, eine eigentümliche Empfindung, die Gehörsempfindung hervorruft. Man teilt die Gehörsempfindungen ein in Geräusche und musikalische Klänge.

Jeder elastische Körper, der mit genügender Schnelligkeit schwingt, erregt in den ihn umgebenden Medien eine Wellenbewegung, die sog. Schallwellen, d. h. abwechselnde Verdünnungen und Verdichtungen; die kleinsten materiellen Teilchen machen dabei hin- und hergehende Bewegungen in der Fortpflanzungsrichtung, daher nennt man diese Wellen Longitudinalwellen. Zur Schallleitung bedarf es materieller Medien, das Vakuum kann den Schall nicht leiten. Die Geschwindigkeit, mit der die Schallwellen sich verbreiten, die Schallgeschwindigkeit beträgt in Luft etwa 340 m, ist größer in Flüssigkeiten, noch größer in festen Körpern (in Wasser etwa 4mal, in Eisen und Tannenholz etwa 10 mal so groß als in Luft). Gehen Schallwellen aus einem Mittel ins andere über, so werden sie z. T. zurückgeworfen, reflektiert; stoßen sie auf ein festes Hindernis, so werden sie fast vollständig zurückgeworfen, und zwar ist hier der Reflexionswinkel gleich dem Einfallswinkel.

Bei der Fortpflanzung durch die Luft nimmt die Schallintensität mit dem Quadrat der Entfernung ab, sodaß mit Zunahme der Entfernung der Schallquelle um das Doppelte die Schallstärke um das Vierfache abnimmt.

Geräusche sind das Rasseln der Wagen, das Rauschen der Blätter; hier macht sich eine gewisse Unregelmäßigkeit im Ablauf bemerkbar. Folgen jedoch regelmäßige periodische Erschütterungen aufeinander, d. h. solche, welche in gleichen Zeitabschnitten sich in genau derselben Weise wiederholen, so entsteht ein musikalischer Klang oder ein Ton.

An einem Ton unterscheiden wir seine Intensität (sie ist dem Quadrat der Schwingungsamplitude direkt proportional, je größer z. B. die Exkursionen einer schwingenden Saite sind, um so stärker ist der Ton), seine Höhe (sie ist der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit proportional) und seine Klangfarbe (s. u.).

Ein einfacher Ton wird hervorgerufen durch einfache Schwingungen; diese kann man sich denken als Bewegungen eines unendlich langen Pendels. In Deutschland und England nennt man „Schwingung" eines Pendels eine Bewegung hin und her (Vibration double), in Frankreich eine Bewegung hin oder her (Vibration simple). Die Linie, welche die schwingenden Teile in einem gegebenen Moment verbindet, beschreibt eine Wellenlinie, die von der Abscisse ausgehend aus zwei in entgegengesetzter Richtung aneinandergelegten

Halbkreisen besteht. Diese Kurve nennt man, da die Geschwindigkeit eines Pendels proportional dem Sinus des Ablenkungswinkel ist, Sinuskurve.

Nach Mach kann man zwei Schalleindrücke, deren Intervall nur $^1/_{60}$ Sekunde beträgt, noch als getrennt erkennen.

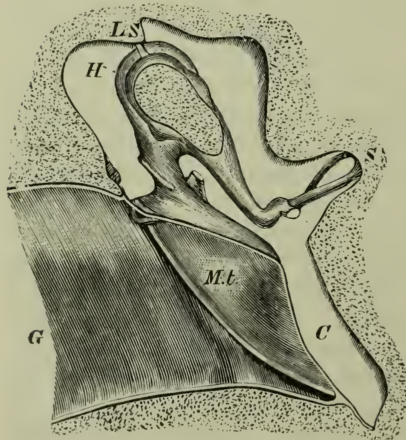
Schallleitung.

Schallleitung durch das äußere Ohr. Das äußere Ohr besteht aus der Ohrmuschel und dem äußeren Gehörgange. Die Ohrmuschel mit dem Gehörgange ist einem sich trichterförmig verengenden Höhrrohr vergleichbar, das den Zweck hat, möglichst viele Schallwellen mittels seiner weiten äußeren Oeffnung aufzufangen. Diese Funktion der Ohrmuschel tritt da besonders hervor, wo die Ohrmuschel, wie z. B. beim Pferde, leicht nach allen Richtungen beweglich ist. Offenbar werden um so mehr Schallwellen aufgefangen, je mehr die Ohrmuschel den Schallwellen senkrecht entgegengewendet wird, und je vollkommener sie sich der Trichterform nähert. Demnach befinden sich die in einem nur geringen Winkel vom Kopf abstehenden und kaum noch beweglichen Ohrmuscheln des Menschen in für das Auffangen der Schallwellen ungünstigen Bedingungen, und dies um so mehr, als ihre Form sich sehr beträchtlich von der eines Trichters entfernt. In der Tat hat die Ohrmuschel beim Menschen in dieser Hinsicht nur geringe Bedeutung; man kann sie mit einer teigigen Masse ganz ausfüllen oder sie platt an den Kopf andrücken, ohne daß man deshalb schlecht hört. Doch ist die Muschel nicht ganz ohne Bedeutung, wovon man sich dadurch überzeugen kann, daß man den Ohrtrichter durch Anlegen der Hohlhand vergrößert, wie dies auch Schwerhörige zur Verstärkung des Schalles in der Regel tun. Ferner trägt die Ohrmuschel wesentlich dazu bei, die Richtung der Schallquelle zu unterscheiden und zu erkennen. Am stärksten wird der Schall empfunden, wenn der Gehörgang den Schallwellen in gerader Linie zugewendet ist. Legt man nach Ed. Weber die Ohrmuschel platt an den Kopf, so kann man die Richtung des Schalles, insbesondere in Bezug darauf, ob die Schallquelle vorn oder hinten gelegen ist, viel schlechter als sonst unterscheiden. Auch beurteilen wir die Richtung des Schalles nach demjenigen Ohr, welches den Schall stärker vernimmt. Bei gleich starker Erregung beider Ohren verlegen wir die Schallquelle nach vorn in die Medianebene. Von einer hinter uns gelegenen Schallquelle werden die die Rückseite der Ohrmuschel treffenden Schallwellen zurückgeworfen, ohne in den äußeren Gehörgang zu gelangen, daher erscheint uns der Schall weniger laut, dumpf. Hält man nach Ed. Weber umgekehrt vor dem Ohr beide Hohlhände mit der Vola nach hinten, so erhält man für jede von vorn tönende Stimme den Eindruck, als käme die Stimme, die tiefer und dumpfer erscheint, von einer hinter dem Ohr gelegenen Schallquelle, mit anderen Worten, als befände sich die sprechende Person hinter uns.

Es dämpft die vorgehaltene Hohlhand den Schall ungefähr in der Art, wie wenn er von hinten käme. Daher ist auch bei monauralem Hören die Lokalisation viel schwieriger; hier urteilt man vorzugsweise nach Intensitätsunterschieden. Immerhin spielt auch die Gestalt der Ohrmuschel nach Bloch, bezw. die Incisura tragica und supertragica eine Rolle. Endlich dient die Ohrmuschel gewissermaßen als Schutzorgan für das Ohr, insofern in ihren labyrinthartigen Gängen Staub, kleine körperliche Elemente, Insekten etc. abgefangen und vom Eindringen in den äußeren Gehörgang abgelenkt werden können; zu dem nämlichen Zweck dienen wohl auch die am Eingang zum Gehörgang stehenden mehr oder weniger reichlichen Haare. Das äußere Ohr fehlt unter den Säugetieren nur einigen wühlenden Tieren (Maulwurf), sowie den stets oder größtenteils unter Wasser lebenden Cetaceen (Waltiere).

Im äußeren Gehörgange, der, 21—26 mm lang, in seinem Anfangsdrittel aus Knorpel, weiterhin aus Knochen gebildet ist, werden die eintretenden Schallwellen, wie in einem Hörrohr, durch mannigfache Reflexion von den Wänden des gekrümmten, an verschiedenen Stellen verschieden weiten Kanals gleichsam kondensiert. Der sich zuletzt noch etwas erweiternde Kanal ist nach innen durch das Trommelfell abgeschlossen. Er hat, wie jeder lufterfüllte Hohlraum, einen Eigenton; da der Kanal sehr kurz ist, so ist dieser Eigenton hoch. Es findet daher, wie Helmholtz bemerkt hat, eine Resonanz im Gehörgang nur für sehr hohe Töne statt, die wir eben wegen dieser Verstärkung unangenehm empfinden. Das auf die Innenfläche des Gehörganges abgesonderte, in den kleinen Ohrschmalzdrüsen bereitete Ohrenschmalz (S. 263) erhält die Wände des Gehörganges und das Trommelfell geschmeidig. Durch die im Gehörgang gleichsam kondensierten Schallwellen wird das Trommelfell in Schwingungen versetzt und diese Wellenbewegung mittels der mit dem Trommelfell verbundenen Gehörknöchelchen durch die Paukenhöhle hindurch an das Labyrinth übertragen.

Fig. 101.

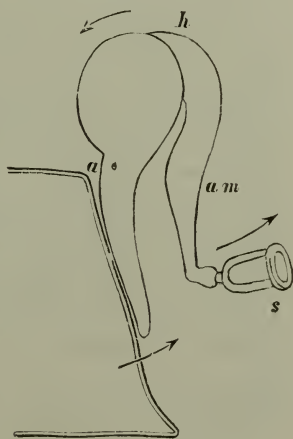


Durchschnitt des Gehörgangs (G) und der Paukenhöhle (C) vom Menschen, dicht hinter dem Hammerstiel (Vergr. 4) nach Hensen.

Bau der Paukenhöhle. Das schräg von oben und außen nach unten und medianwärts über den Annulus tympanicus ausgespannte Trommelfell (Membrana tympani, M. t., Fig. 101) bildet keine ebene Fläche, ist vielmehr trichterförmig nach der Paukenhöhle zu eingezogen. Die etwas unter seinem geometrischen Mittelpunkte befindliche, am weitesten

in die Paukenhöhle hineinragende Spitze des Trichters heißt Nabel, umbo. Was dem Trommelfell diese eigentümliche Form gibt, ist der zwischen die Trommelfelllamellen mit seiner ganzen Länge eingelassene Hammergriff oder Hammerstiel, dessen freies Ende mit der Spitze des Nabels zusammenfällt. Abgesehen davon ist vom Rande nach dem Nabel zu das Trommelfell auf der Innenfläche, d. h. nach der Paukenhöhle (Cavum tympani, C) zu konkav ausgebuchtet. Ueber dem oberen Rande des Trommelfells geht der Hammergriff mittels eines Halses in den dicken Hammerkopf (H) über; den Hals umfaßt zirkulär ein Haftband, von Helmholtz das Achsenband genannt, das von einem Knochenpunkte der äußeren Paukenhöhlenwand ausgeht und die Axe bildet, um die der Hammer hin und her schwingen kann. Außerdem entspringen vom Hammergriff der lange und vom Halse der kurze Fortsatz, welch letzterer ziemlich senkrecht auf der Ebene des langen Fortsatzes und Hammergriffs steht (und daher auf der Abbildung nicht zu sehen ist). Der Hammerkopf (H) besitzt eine konvexe eigentümliche winklig eingeschnürte Gelenkfläche zur Verbindung mit einer entsprechenden konkaven des zweiten Gehörknöchelchens, des Amboß. Dieser hat im ganzen die Gestalt eines zweiwurzligen Backenzahns, von dessen Wurzeln oder Fortsätzen der kürzere (der in der Abbildung abgeschnitten ist) an der hinteren Paukenhöhlenwand durch Bänder befestigt ist, während der längere (in der Abbildung sichtbare) fast parallel mit dem Hammergriff nach abwärts geht und ein Gelenk trägt zur Verbindung mit dem Köpfchen des letzten Gehörknöchelchens, des Steigbügels oder Stapes (S); dieser besteht aus einem Knochenbogen und einer die freien Enden des Bogens verbindenden ovalen Fußplatte, die in das ovale Fenster eingelassen ist, welches die Paukenhöhle (C) vom Labyrinth abschließt. Ein Lig. superius (LS) beschränkt die Beweglichkeit der Knöchelchen nach unten. — Beim erwachsenen Menschen besitzt das Trommelfell eine Oberfläche von 30 bis 40 qmm; kleinere Tiere besitzen ein relativ größeres Trommelfell. Das absolut größte Trommelfell mit ca. 55 qmm Oberfläche findet sich beim Löwen. Dagegen besitzt das ovale Fenster im Labyrinth des Menschen nach Hensen eine Oberfläche von nur 3·8 qmm.

Fig. 102.



Die Mechanik der Gehörknöchelchen schematisch, nach Helmholtz.

Schallleitung durch die Paukenhöhle. Wird von einer anlangenden Schallwelle das Trommelfell einwärts, d. h. nach der Paukenhöhle zugetrieben, wie der Pfeil in Fig. 102 anzeigt, so wird der Hammergriff diese Bewegung mitmachen. Da aber der Hammer sich um das Achsenband dreht (der Drehpunkt ist mit a bezeichnet), so werden die oberhalb des Achsenbandes liegenden Teile die entgegengesetzte Bewegung machen, also der Hammerkopf nach außen (in der Richtung des darüber stehenden Pfeils) schwingen. Die letztere Bewegung wird der mit dem Hammerkopf durch ein Gelenk verbundene Amboß a m mitmachen,

also auch der Körper des Amboß nach außen schwingen, während sein langer Fortsatz (der kurze Fortsatz ist an der Paukenhöhlenwand befestigt) umgekehrt nach innen, also in derselben Richtung wie der Hammerstiel gedreht wird, und diese Bewegung muß auch der mit dem Amboßfortsatz verbundene Steigbügel s mitmachen, dessen Fußplatte in das ovale Fenster eingelassen ist. Das Gelenk zwischen Hammerkopf und Amboß zeigt nach Helmholtz die Eigentümlichkeit eines sog. Sperrgelenks; es greifen nämlich die hervorragenden Ecken der Gelenkfläche des Amboß in entsprechende Vertiefungen der Gelenkfläche des Hammers ein. Es muß also der Hammerkopf bei seiner Bewegung nach außen den Amboß mitnehmen. Schwingt nun das Trommelfell zurück oder wird es infolge starken Innendrucks in der Paukenhöhle nach außen getrieben, so greifen die Sperrzähne nicht ein, es können sich die Gelenkflächen des Hammers und Amboß von einander abheben, und so wird verhütet, daß der nach außen schwingende Steigbügel aus dem ovalen Fenster herausgerissen wird.

Da mit dem Hammerkopf der Amboß und mit dessen längerem Fortsatz der Steigbügel artikuliert, der Hammer selbst aber um das Achsenband als Achse drehbar ist, kann man das System der Gehörknöchelchen als einen zweiarmigen, ungleicharmigen Hebel (nach Art eines Winkelhebels) betrachten, dessen einen, zugleich längeren Arm der Hammerstiel und dessen anderen Arm der Hammerkopf nebst Anhängen (Amboß und Steigbügel) vorstellt. Nun ist aber die Länge des Hammerstiels bis zum Achsenband etwa $1\frac{1}{2}$ mal so groß als die des Hammerkopfes, vom Achsenband ab gemessen. Es wird also der Hammerkopf nur $\frac{2}{3}$ der Exkursionsgröße des Hammerstiels und damit auch des Trommelfells machen, dagegen wird die Kraft, mit welcher der Hammerkopf nebst Amboß und Steigbügel seine Bewegungen ausführt, umgekehrt $1\frac{1}{2}$ mal so groß sein, als die des Hammerstiels. Da ferner das Trommelfell beim Menschen etwa 10 mal so groß ist, als die Membran des ovalen Fensters (S. 559), sich also die Kraft der Trommelfellschwingung auf eine 10 mal kleinere Membran konzentriert, wird die Exkursion des Trommelfells durch die Gehörknöchelchen in eine Bewegung der Membran des ovalen Fensters von geringerer Amplitude, aber von einer $1\frac{1}{2} \times 10$, also 15 mal so großen Kraft umgesetzt. Die Bewegung der das Trommelfell treffenden Luftmoleküle, die Schallwelle, der große Amplitude, aber geringe Kraft beizumessen ist, wird somit durch das Hebelwerk der Gehörknöchelchen in eine Bewegung von geringerer Amplitude, aber umgekehrt von um so größerer Kraft umgesetzt und dadurch möglichst vollständig die Bewegung an die Labyrinthflüssigkeit übertragen. Bei den Vögeln findet sich statt der Reihe der Gehörknöchelchen ein kleiner stabförmiger Knochen, die Columella.

Gerät das Trommelfell durch die sie treffenden Schallwellen in Mitschwingung? Gespannte Membranen, z. B. Saiten geben bekanntlich beim Anschlagen einen Ton, den sogen.

Eigenton, der um so höher, je stärker die Spannung der Membran, und bei gleicher Spannung um so tiefer ist, je größer die Membran. Läßt man umgekehrt in der Nähe der Saite ihren Eigenton erklingen, so gerät die Saite in Mitschwingung, Resonanz, sie resoniert, wie man sagt, dagegen bleibt sie beim Erklingen anderer Töne in Ruhe; sie beginnt erst zu resonieren, wenn der erklingende Ton sich ihrem Eigenton nähert; ebenso schwingt sie mit, wenn ein Ton erklingt, dessen Schwingungzahl ein Vielfaches ihres Eigentons ist. Danach, sollte man vermuten, würde das Trommelfell nur mitschwingen, wenn sein Eigenton angesprochen wird, und dann würde dieser Ton von uns außerordentlich stark, die übrigen Töne mit geringerer oder verschwindender Stärke, also mehr oder weniger undeutlich vernommen werden. Andererseits ist unser Ohr im stande, wie noch ausführlicher besprochen werden soll (S. 569), Töne von außerordentlich variirender Höhe (deren Schwingungzahlen zwischen 16 und 50000 Schwingungen in der Sekunde auseinandergehen) deutlich zu unterscheiden. Es muß also das Trommelfell besondere Eigenschaften haben, die es von den gewöhnlichen in Resonanz geratenden Membranen unterscheidet. Nun hat Helmholtz nachgewiesen, daß eine trichterförmige elastische Membran, wie das Trommelfell, die Fähigkeit besitzt, eine große Reihe von Tönen gleich gut zu übertragen, besonders wenn sie belastet ist, wie dies beim Trommelfell durch die Gehörknöchelchen der Fall ist. Nach A. Fick verliert jede Membran ihren Eigenton, sobald man einen starren Radius in sie einfügt, wie dies am Trommelfell durch die Einlagerung des Hammergriffs verwirklicht ist. Das Trommelfell hat danach vermöge seiner eigentümlichen Krümmung und Spannung gleichsam unendlich viele verschieden gespannte Abschnitte und damit unendlich viele Eigentöne, die alle gleich gut resonieren. Eine andere Erklärung geht dahin, daß das Trommelfell nicht durch eigene Schwingungen mittönt, sondern, wie die Telephonplatten oder Phonographenmembranen für jede Rhythmik in erzwungene Schwingungen versetzt wird. Jedenfalls kann es sich so allen Schwingungsgeschwindigkeiten, einer großen Reihe von Tönen gleich gut akkommodieren. Durch die Belastung mit den Gehörknöchelchen ist auch die Nachschwingung des Trommelfells aufgehoben. Schlägt man eine Trommel an, so schwingt sie in ihrem Eigenton mit allmählich abnehmender Stärke nach, die Trommel „tönt nach". Ein solches Nachtönen, welches das Hören außerordentlich erschweren würde, wird durch die Gehörknöchelchen verhütet; diese wirken wie die Dämpfer an einem Klavier, die sich nach jedem Ton an die Saite anlegen.

Zur Dämpfung des Trommelfells soll auch der vom Trigeminus innervierte M. tensor tympani in Beziehung stehen, der, von der medialen Paukenhöhlenwand über dem Trommelfell entspringend, sich mit einer dünnen langen rechtwinklig nach innen umbiegenden Sehne an den Hammerstiel ungefähr da ansetzt, wo dieser in den Hammerhals übergeht. I. Müller nahm an, daß

seine Aufgabe darin besteht, durch seine Spannung die Schwingungsweite des Trommelfells bei sehr intensiver Erschütterung zu vermindern oder doch wenigstens die in diesem Fall beträchtlichen Nachschwingungen des Trommelfells zu mäßigen, also ebenfalls als Dämpfer zu wirken. Nach Hensen hingegen dient der Muskel der Akkommodation für höhere Töne durch stärkere Spannung des Trommelfells; seine Kontraktion erfolgt reflektorisch, durch die Erregungen des Hörnerven im Hirn ausgelöst. Neuerdings ist jedoch Ostmann wieder für die dämpfende Wirkung auf unangenehmen Schall eingetreten. Jedenfalls genügt die Dämpfung nicht für alle Fälle; nicht gar zu selten wird durch außerordentlich starke Erschütterungen (Kanonenschlag) das Trommelfell gesprengt. Der von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels sich inserierende M. stapedius (vom Facialis innerviert) zieht das Amboß-Steigbügelgelenk nach hinten. Er soll dadurch das Trommelfell entspannen und würde in gewisser Weise ein Antagonist des Tensor sein. Daher soll er auch der Akkommodation für tiefe Töne dienen. Nach Ostmann soll er dem Lauschen dinen. Nach einer neueren Ansicht (Zimmermann), die sich auf ohrenärztliche Erfahrungen gründet, kommt dem Trommelfell überhaupt keine Bedeutung für die gewöhnliche Schallübertragung zu; diese geschieht vielmehr durch Knochenleitung.

Bedeutung der Tuba Eustachi. Von der Paukenhöhle geht von hinten und außen schief nach vorn, unten und medianwärts ein Kanal ab, der in die Rachenhöhle ausmündet und nur in seinem oberen Drittel knöcherne, weiterhin knorplige Wandungen hat, die Tuba Eustachi oder Ohrtrompete. Die wulstige Oeffnung in der Rachenhöhle ist für gewöhnlich geschlossen, öffnet sich aber regelmäßig beim Schlucken. Ihre Bedeutung hat schon Valsalva (1705) erkannt und durch einen schönen Versuch erläutert. Hält man Mund- und Nasenlöcher zu und macht eine Exspirations- und, ohne die Luft herauszulassen, zugleich eine Schlingbewegung, so empfindet man ein eigentümliches Sausen in beiden Ohren, ein Knacken der Gehörknöchelchen, dadurch hervorgebracht, daß Luft in die Paukenhöhle hineingepreßt wird und das Trommelfell nach außen drängt (positiver Versuch des Valsalva). Dieser Zustand wird erst durch eine Schlingbewegung aufgehoben, infolge deren die überschüssige Luft der Paukenhöhle wieder nach der Rachenhöhle entweicht. Erzeugt man umgekehrt bei geschlossenem Mund und Nasenlöchern durch eine Inspirationsbewegung einen luftverdünnten Raum im Pharynx und macht nun eine Schlingbewegung, so dringt aus der Paukenhöhle Luft in die Rachenhöhle, infolgedessen wird das Trommelfell und mit ihm die Gehörknöchelchen durch den äußeren Luftdruck in die Paukenhöhle hineingetrieben, es entsteht dadurch wieder ein Knacken der Gehörknöchelchen (negativer Versuch des Valsalva oder Müller'scher Versuch). Beide Male werden, so lange die abnorme Stellung des Trommelfells besteht, die Gehörempfindungen dumpf und undeutlich. Daraus geht hervor, daß die Tuba die Bedeutung hat, den barometrischen Druck zwischen Paukenhöhlenluft

und Rachenhöhlenluft, welch letzterer gleich dem der Atmosphäre ist, sich ausgleichen zu lassen.

Diese Ausgleichung des Druckes zwischen Paukenhöhle und Atmosphäre ist aber deshalb von der größten Bedeutung, weil bei jeder Verdünnung oder Verdichtung der Luft in der Paukenhöhle das Trommelfell nach innen resp. nach außen getrieben und während dessen, wie beim Valsalva'schen Versuch, die Gehörsempfindungen geschwächt oder undeutlich werden. Für die ungehinderte Fortpflanzung der Schallwellen vom Trommelfell durch die Paukenhöhle nach dem Labyrinth ist der Druckausgleich zwischen Paukenhöhlen- und Atmosphärenluft geradezu eine Notwendigkeit. Stände die Tuba dauernd offen, so könnten durch sie hindurch Schallwellen direkt in die Paukenhöhle gelangen, wir würden dann unsere eigene Stimme stärker, dröhnend vernehmen. Ferner würden, wenn die Tuba dauernd offen stände, die Schwankungen des Luftdrucks in der Mundrachenhöhle, wie sie durch das Ein- und Ausatmen gesetzt werden, sich auf die Paukenluft fortsetzen und so eine Auswärts- bezw. Einwärtsbewegung des Trommelfells zur Folge haben, und während dieses abnormen Zustandes würden wir, wie beim Valsalva'schen Versuch, schlecht hören. Die Muskeln, die bei der Schlingbewegung den weichen Gaumen heben, entspringen z. T. von Knochenpunkten der Schädelbasis, z. T. von der Tuba; sie werden daher bei ihrer Kontraktion die häutige Tuba klaffend machen.

Wäre das Innere der Paukenhöhle vollständig abgeschlossen, so würde dadurch eine Reihe von Nachteilen gesetzt sein. Durch Gasdiffusion würde aus der Paukenhöhle nach und nach der Sauerstoff verschwinden und dadurch die Spannung der Innenluft geringer werden, oder es würde, wie sonst im Körper, wo eine abgeschlossene Luftansammlung sich findet, mit der Resorption der Luft durch Gasdiffusion Hand in Hand eine kompensatorische Ausscheidung von Flüssigkeit, eine seröse Transsudation aus den unter höherem Druck stehenden Blutgefäßen erfolgen. Endlich würden die Absonderungen der Schleimhaut mangels eines Abzugsweges sich in der Paukenhöhle ansammeln und sie verstopfen müssen. Alle diese Nachteile beseitigt die Tuba, indem sie sich bei jeder Schlingbewegung öffnet und dadurch die Luft aus der Paukenhöhle austreten resp. atmosphärische Luft aus dem Mundrachenraum in die Paukenhöhle eintreten läßt und zugleich das Schleimhautsekret ableitet. Ist sie verstopft, wie z. B. bei starkem Katarrh der Tuba, der in der Regel aus der Rachenhöhle fortgeleitet ist, so treten Hörstörungen auf; in diesem Fall suchen die Ohrenärzte durch Einführen feiner Sonden in die Tuba vom Ostium pharyngeum aus die Wegsamkeit des Kanals wiederherzustellen.

Die Paukenhöhle steht außerdem mit den unregelmäßigen Räumen der Cellulae mastoideae in Verbindung, wodurch ebenfalls die Schallübertragung begünstigt wird.

Schallleitung durch die Kopfknochen. Bekanntlich pflanzt sich der Schall durch feste Körper noch besser fort (S. 556), als durch die Luft. Schlägt man eine Stimmgabel schwach an, so hört

man sie nur schwach. Sobald man sie jedoch auf einen Kopfknochen aufsetzt oder mit den Zähnen berührt, hört man ihren Ton intensiver. Nimmt man eine Taschenuhr in den Mund und schließt denselben, so hört man nicht das Ticken der Uhr; im Augenblick jedoch, wo die Uhr einen Zahn berührt, hört man das Ticken sehr deutlich. In beiden Fällen geschieht die Leitung durch die Kopfknochen. Nach E. H. Weber hört man bei Verstopfung des äußeren Gehörgangs den Klang einer die Zähne berührenden Stimmgabel lauter und deutlicher in dem betreffenden Ohr; man erhält den Eindruck, als befinde sich die Uhr im Ohr. Diese schon von Cardanus (1560) erwähnte Schallleitung, welche nur bei den Knochenfischen eine wichtige Rolle spielt, kommt für den Menschen und die Säugetiere in der Regel nicht in Betracht. Dagegen ist die Leitung durch die Kopfknochen ein sehr wertvolles diagnostisches Zeichen zur Unterscheidung derjenigen Schwerhörigkeit resp. Taubheit, welche von Erkrankung des schallleitenden Apparates (mittleres Ohr) herrührt, von derjenigen, welche auf Erkrankung des Labyrinthes und der nervösen Teile beruht; nur im ersteren Fall wird vermöge der Knochenleitung eine an die Kopfknochen angedrückte Uhr gehört werden.

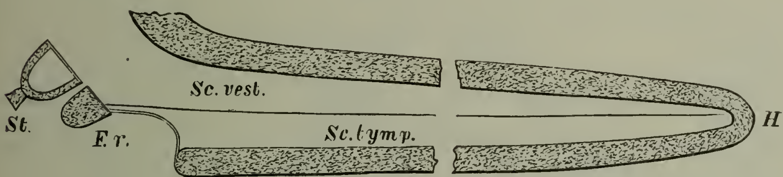
Das normale Ohr nimmt den Ton einer angeschlagenen Stimmgabel länger durch die Luft als durch die Kopfknochen wahr, wie Rinne's Versuch zeigt: Setzt man die angeschlagene Gabel auf den Kopf und wartet, bis der Ton derselben nicht mehr wahrgenommen wird, so hört man den Ton sofort wieder, sobald man die Gabel der Ohröffnung nähert (positiver Rinne); am deutlichsten ist die Erscheinung bei tiefen Tönen, z. B. c. Wird jedoch der Ton längere Zeit vom Warzenfortsatz (Kopfknochen) wahrgenommen (negativer Rinne), als vor dem Ohre, so handelt es sich vorwiegend um eine Störung des schalleitenden Apparates. Bei einem Schalleitungshindernis muß man also die Stimmgabel bei Kopfknochenleitung länger als normal hören; ist dies nicht der Fall, so ist auch das Labyrinth erkrankt (Schwabach'scher Versuch).

Inneres Ohr. Bei jeder Einwärtsbewegung des Trommelfells treibt der Steigbügel, dessen Fußplatte in die Membran des ovalen Fensters eingelassen ist, diese mit großer Kraft einwärts (S. 560). Nun bildet das Labyrinth eine ganz geschlossene Knochenkapsel; nur an zwei Stellen hat sie gegen die Paukenhöhle zu einen Membranverschluß, nämlich am ovalen Fenster und nicht weit entfernt davon am runden Fenster, die sog. Membrana tympani secundaria. Das häutige Labyrinth, in dem die Endapparate des Hörnerven sich ausbreiten, erfüllt die Höhle des knöchernen Labyrinths nur zum kleinen Teil, der übrige Raum wird von der sog. Perilymphe erfüllt, einer sehr wässrigen Flüssigkeit, die nur 2 pCt. feste Stoffe (Salze, etwas Eiweiß und Schleim) enthält.

Das knöcherne Labyrinth besteht aus den halbzirkelförmigen Kanälen und der Schnecke; in den mittleren weiten Raum zwischen beiden, den Vorhof oder das Vestibulum führt das ovale Fenster. Die halbzirkelförmigen Kanäle, an denen man einen horizontalen und zwei vertikale (einen sagittalen und einen

frontalen) unterscheidet, liegen in drei nahezu senkrecht gegen einander gestellten Ebenen; an ihrem Ursprunge zeigen sie je eine flaschenförmige Erweiterung, die Ampulle. Die knöcherne Schnecke besteht aus $2^1/_2$ Windungen; am Ende des Schneckenkanals liegt das runde Fenster. Das häutige Labyrinth zerfällt in zwei scharf gesonderte Teile; der eine vordere besteht aus dem häutigen Schneckenkanal und dem Sacculus, der andere aus den Bogengängen und dem Utriculus. Die im Vestibulum gelegenen Sacculus und Utriculus kommunizieren mittels des häutigen Canalis utriculo-saccularis, der das Felsenbein durchsetzt. Vom Sacculus geht der Canalis reuniens zum häutigen Schneckenkanal. Die Windungen der knöchernen Schnecke werden durch die Lamina spiralis in eine obere, Scala vestibuli, und eine untere Abteilung, Scala tympani, geschieden. Denkt man sich die Schnecke in eine Ebene abgewickelt und dann der Länge nach senkrecht auf die Lamina spiralis durchschnitten, so erhält man das Bild der Fig. 103 (die Schnecke ist, wie das Abbrechen in der Mitte andeuten soll, in der Länge verkürzt). Durch die mit weiter Mündung beginnende Vorhofstreppe (Sc. vest.) kann man in die Pauken-

Fig. 103.

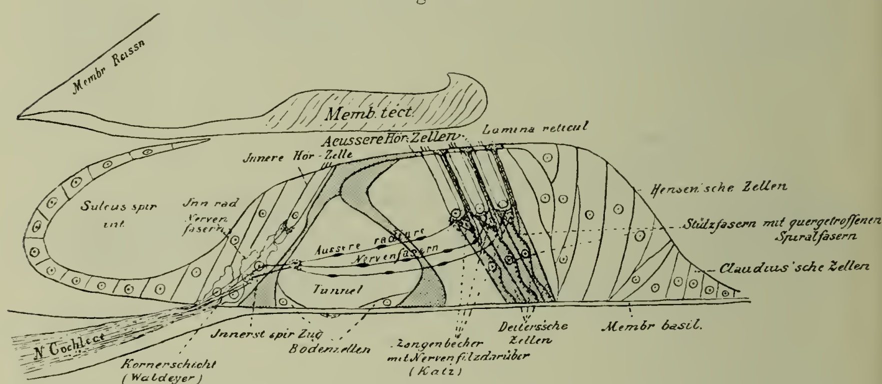


Längsschnitt durch die abgewickelte Schnecke.

treppe (Sc. tymp.) nur an der Spitze der Schnecke, dem Helicotrema (H), gelangen; im Uebrigen schließt die Lamina spiralis die Skalen völlig von einander ab und legt sich auch dem Ende der Paukentreppe, am runden Fenster (F. r.) abschließend, vor. Die Lamina spiralis zerfällt in einen knöchernen Teil, der von der Achse der Schnecke, dem Modiolus, seinen Ausgang nimmt und in einen häutigen, als Membrana basilaris (Fig. 104) bezeichneten, der die Fortsetzung des knöchernen bildet und sich an die Peripherie des knöchernen Schneckenkanals ansetzt. Diese Membran bildet die untere Wand des im Querschnitt dreieckigen häutigen Schneckenkanals, des Ductus cochlearis. Die äußere Wand desselben bildet der zu einem Band entwickelte Streifen des Periosts, das Ligam. spirale, das zugleich die Basilarmembran nach außen befestigt, die obere Wand die sehr feine Reissner'sche Membran. Die der Schneckenachse zugekehrte Spitze des dreieckigen Querschnittes ist unregelmäßig gestaltet; eine schmale knorplige Leiste, die Huschke'schen Zähne, springt ins Innere vor, dem Rande der knöchernen Lam. spiralis aufliegend. Von der Wurzel des Kanals an wächst die etwa 3—5 cm lange Basilarmembran nach oben hin schnell in die Breite, sodaß sie oben fast 12 mal so breit ist, als unten. Sie besteht aus drei Lagen: dem häutigen Schneckenkanal zugekehrt eine Basalmembran, darunter liegt bei Säugern und Vögeln eine einfache Lage drehrunder Fasern oder Saiten, die ohne Teilung jede für sich nach dem Lig. spirale hin verlaufen und in eine glashelle Schicht eingebettet sind. Auf

dieser Basilarmembran ruht der Nervenendapparat auf; auf etwa 4 der drehrunden radiären Faser steht ein Corti'scher Bogen. Er wird gebildet von S-förmig gekrümmten Pfeilern, einem inneren (dem Modiolus zugewandten) und einem äußeren, deren Kopfplatten oben mit einander verbunden sind, im ganzen 3—4000 Bögen. Der Bogen schließt den Tunnelraum ein. An die Pfeiler lagern sich die Corti'schen Zellen oder Haarzellen an, die eigentlichen Sinneszellen. An den inneren Pfeiler legt sich eine innere Haarzelle und daran Epithelzellen, die an Größe allmählich abnehmen. An den äußeren Pfeiler legen sich 3—4 „äußere Haarzellen“ an und daran die an Größe nach der Wand allmählich abnehmenden Hensen'schen und Claudius'schen Zellen. Jede äußere Haarzelle ruht mit ihrem unteren Teil auf einem seitlichen Protoplasmafortsatz einer Deiter'schen Stützzelle, dem Zangenbecher (Katz),

Fig. 104.



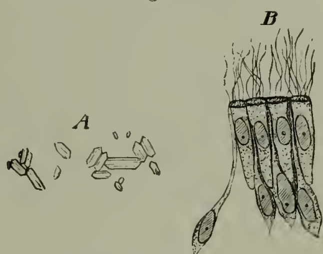
Corti'sches Organ.

auf. Dieser stellt eine seitliche Verzweigung und Verdickung der im Innern jeder Deiter'schen Zelle befindlichen Stützfaser vor. Die Deiter'schen Zellen senden zwischen die Hörzellen einen schmalen Fortsatz, der in der Höhe des oberen Endes der Hörzellen zu dem Phalangenfortsatz anschwillt. Diese Fortsätze stellen in ihrer Gesamtheit eine gefensterte Membran dar, Membrana reticularis, deren Lücken durch die mit Härchen besetzten oberen Enden der Hörzellen angefüllt werden. Ueber dem ganzen Apparat ruht, den Stäbchen der Corti'schen Zellen aufliegend, die Corti'sche Membran, Membrana tectoria; dies auf den Huschke'schen Zähnen befestigte Cuticulargebilde ragt frei in den Schneckenkanal hinein. Der N. VIII teilt sich in zwei Aeste, den N. cochlearis und den N. vestibularis. Der N. cochlearis ist der eigentliche Gehörnerv; er tritt durch den Modiolus in die Schnecke, breitet sich fächerförmig auf der Lamina spiralis ossea aus. Von da gehen nackte Achsenzylinder zu den inneren und äußeren Hörzellen als innere bez. äußere radiäre Nervenfasern. Die letzteren treten durch den Tunnel, daher Tunnelnerven genannt, und endigen, je einer für jede Hörzelle, mit einem dichten Nervenfilz in einem Zangenbecher, sodaß also die Hörzelle darauf ruht.

Das häutige Labyrinth ist mit einer dünnen Flüssigkeit erfüllt, der

Endolymphe, die neben Salzen nur wenig Schleim enthalten soll. Im Vorhof finden sich Otolithen, die Hörsteinchen (Fig. 105, A), die überwiegend aus oktaëdrischen Kristallen oder sechsseitigen Tafeln von kohlensaurem Kalk bestehen, welche von einem zarten Häutchen (Schleim) umschlossen sind. An den Lagerungsstellen der Otolithen im Utriculus und Sacculus, den Maculae acusticae, trägt jede Epithelzelle der häutigen Wandung ein feines kurzes Härchen; der Otolith wird von diesen Härchen getragen, sodaß er, von ihnen gehalten, in der Endolymphe schwebt; zu diesen Haarzellen treten feine myelinfreie Nervenfasern. In den halbzirkelförmigen Kanälen sind Nervenendigungen nur nachgewiesen für die Ampullen, deren häutige Wand eine hervorragende Leiste (crista acustica) bildet; hier sind die Epithelzellen verdickt und tragen auf ihrer Oberfläche je ein mit verdickter Basis entspringendes feines langes starres Haar, nicht selten mehrere Haare, die sog. Hörhaare; sie heißen deshalb auch Haarzellen (Fig. 105, B). In dem unter dem Epithel gelegenen Bindegewebe verbreitet sich der N. vestibuli, dessen feinste Endästchen höchst wahrscheinlich mit den Haarzellen in Verbindung treten.

Fig. 105.



A Otolithen vom Pferde. B Epithel der Crista acustica mit Hörhaaren vom Kaninchen.

Schallleitung durch das innere Ohr. Bei jeder Schwingung des Trommelfells stößt, wie oben entwickelt (S. 560), die Fußplatte des Steigbügels mit großer Kraft gegen die Perilymphe. Da nun in der Perilymphe die Dimensionen der ganzen Masse verschwindend klein gegen die Länge der Schallwellen sind und die Wände des umschließenden Felsenbeins bei Mensch, Säugern und Vögeln diesen geringen Druckkräften gegenüber als absolut fest anzusehen sind, so geschieht aus denselben Gründen, die bei den Gehörknöchelchen zur Sprache kamen, die Ausbreitung des Stoßes so gut wie augenblicklich. Als inkompressible und der Schallschwingungen unfähige Flüssigkeit wird die Perilymphe von der Steigbügelplatte fortgeschoben werden, sobald im Labyrinth ein Platz zum Ausweichen vorhanden ist. Solche Orte sind einmal der Aquaeductus vestibuli; indem hier Flüssigkeit eintritt, wird sie an den Otolithen vorbeistreichen und die Säcke in Bewegung bringen; dabei werden nach Helmholtz wohl Wirbelbewegungen in den halbzirkelförmigen Kanälen entstehen. Ferner wird der Perilymphe durch den Aquaeductus cochleae, einen engen Gang in der Paukentreppe, dicht vor dem runden Fenster (Fig. 103, F. r.: S. 565), ein Ausgang offen gehalten; dieser Gang mündet neben der Fossa jugularis und kommuniziert hier mit dem zwischen Dura und Pia gelegenen, von Cerebrospinalflüssigkeit erfüllten Raum. Es wird also jeder Druck im Labyrinth sich gegen die Cerebrospinalflüssigkeit allmählich ausgleichen. Endlich kann die Lymphe gegen die Paukenhöhle zu durch Ausbuchtung des runden Fensters

ausweichen. Daß ein erheblicher Teil des Stoßes sich auf letzterem Wege ausgleicht, ist nach Mach's Untersuchungen zweifellos. Es bildet also das runde Fenster für das ovale gewissermaßen eine Gegenöffnung. Die vom ovalen Fenster ausgehende Wasserwelle muß, vom Vorhof in die Schnecke eintretend, in dieser, da der Vorhof von der Paukentreppe durch die Spirallamelle getrennt ist, die Vorhofstreppe entlang bis zur Spitze, dem Helicotrema, fortlaufen; auf diesem Wege erschüttert sie die häutigen Membranen des Ductus cochlearis und damit die darin gelegenen Endapparate des Schneckennerven und setzt sich dann durch die Paukentreppe fort, die Perilymphe gegen das runde Fenster drängend.

Bedeutung der einzelnen Labyrinthteile. Otolithensäckchen kommen auch bei Wirbellosen vor; bei den Wirbeltieren kommen hierzu die Bogengänge und, je höher man bei ihnen hinaufsteigt, umsomehr bildet sich die Schnecke aus. Bei den Fischen stellt sie einen kleinen Anhang zum Sacculus vor, die Lagena, etwas weiter ist sie bei den Amphibien und Reptilien entwickelt. Bei den Vögeln zeigt sie schon eine schwache Spiraldrehung, bei den Säugern ist sie ein längliches Rohr (Fig. 103), das in mehreren Windungen aufgewickelt ist. Entsprechend dieser fortschreitenden Ausbildung hat man angenommen, daß die Otolithensäckchen den niedrigsten, die Schnecke den höchsten Gehörfunktionen vorstehen; jene sollen beim Menschen die Geräusche, diese die Töne wahrnehmen. Von den Bogengängen ist nachgewiesen, daß sie zu dem Gleichgewicht des Körpers Beziehung haben (s. u.).

Gehörempfindungen und -Wahrnehmungen.

Wie schon erwähnt, rufen regelmäßige periodische Schwingungen eines elastischen Körpers von einer gewissen Geschwindigkeit, durch Schalleitung unserem Ohr zugeführt, die Empfindung eines Tones hervor, unregelmäßige aperiodische Schwingungen die Empfindung eines Geräusches. Die Tonhöhe nimmt mit der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit zu.

Den in der Musik verwendeten Bereich der hörbaren Tonskala teilt man in 7 Abschnitte, Oktaven genannt, weil jeder Abschnitt weiter in 7 Töne geteilt und dazu noch der erste Ton der nächsten Oktave gerechnet wird. Die Schwingungzahl eines Tones zu der seiner nächst höheren Oktave verhält sich wie 1 : 2, und weiter 4 : 6 : 8 : 16 : 32 : 64, in derselben Reihenfolge bezeichnet man die Oktaven als Kontraoktave (C^{I}), grosse Oktave (C), ungestrichene Oktave (c), ein- (c^{I}), zwei- (c^{II}), drei- (c^{III}) und viergestrichene Oktave (c^{IV}). Das Verhältnis der Schwingungzahlen zweier Töne bezeichnet man als Intervall. Innerhalb jeder Oktave werden folgende Intervalle unterschieden:

	Grundton		Sekunde		Terz		Quarte		Quinte		Sexte		Septime		Oktave
	C	:	D	:	E	:	F	:	G	:	A	:	H	:	c,
deren Schwingungzahl sich verhält wie	1	:	$^9/_8$	:	$^5/_4$	:	$^4/_3$	:	$^3/_2$	:	$^5/_3$	:	$^{15}/_8$	:	2,
oder wie	8	:	9	:	10	:	$10^2/_3$	:	12	:	$13^1/_3$	:	15	:	16.

Die absoluten Schwingungzahlen der in der Musik benutzten Töne sind:

Noten	Kontra-oktave C_I—H_I	Grosse Oktave C—H	Unge-strichene Oktave c—h	ein- c^I—h^I	zwei- c^{II}—h^{II}	drei- c^{III}—h^{III}	vier- c^{IV}—h^{IV}
				gestrichene Oktave			
C	33	66	132	264	528	1056	2112
D	37·125	74·25	148·5	297	594	1188	2376
E	41·25	82·55	165	330	660	1320	2640
F	44	88	176	352	704	1408	2816
G	49·5	99	198	396	792	1584	3168
A	55	110	220	440	880	1760	3520
H	61·875	123·75	247·5	495	990	1980	3960

Als Normalton wird das a der eingestrichenen Oktave mit 440 Schwingungen angenommen.

Grenzen der Gehörempfindungen. Der tiefste wahrnehmbare Ton musikalischen Charakters ist nach Helmholtz ein solcher von 32 Schwingungen (C_I), nach neueren Untersuchungen (Hensen, v. Bezold) 16 Schwingungen pro Sekunde, die höchsten. mit dem Galtonpfeifchen bestimmt, nach Edelmann etwa 50000 Schwingungen pro Sekunde. In der Musik aber wird nur ein Teil dieser überhaupt hörbaren Töne verwendet. Der tiefste Ton der Orgelwerke C_{II} hat 16·5 Schwingungen, doch hat er nicht mehr musikalischen Charakter. Der höchste Ton ist das d^V der Pikkoloflöte mit 4752 Schwingungen. Mit dem Alter nimmt die Hörfähigkeit für die höchsten und tiefsten Töne ab (Zwaardemaker).

Zur Erregung einer Tonempfindung sind nach Auerbach und v. Kries 16—20 Schwingungen nötig; doch genügen nach Kohlrausch sogar schon 2 Schwingungen, um einen nach Höhe bestimmbaren Ton zu erzeugen. Dies gilt, wie Abraham und Brühl fanden, für die Töne von der Kontraoktave bis zur 4gestrichenen Oktave, von da an steigt die Zahl der erforderlichen Schwingungen stetig an. Das absolute Zeitminimum eines Tones liegt bei g^{IV} und beträgt 0·00063 Sekunden.

Es gibt Menschen, welche ohne irgend welche Vergleichung (Stimmgabel) die absolute Höhe eines angeschlagenen Tones anzugeben vermögen. Diese sehr seltene Fähigkeit nennt man „absolutes Tonbewußtsein". Das „relative Tonbewußtsein" unterscheidet wohl sehr scharf zwischen angegebenen Tönen, und kann auch ohne Vergleichung angeben, ob der Ton ein C oder D u. s. w. ist, nicht aber, welcher Oktave er zugehört.

Die Empfindlichkeit des Ohres für Unterschiede in der Tonhöhe kann durch Uebung außerordentlich verfeinert werden. Geübte Musiker sollen noch 1000 und 1001 Schwingungen ($= {}^1/_{128}$ Ton) unterscheiden können (E. H. Weber).

Bei längerer Einwirkung eines und desselben Tons nimmt seine Stärke ab, er schwindet schließlich ganz, das Ohr ist für ihn ermüdet, aber nur für ihn. Leitet man demselben Ohr einen Ton von nur wenig größerer Schwingungzahl zu, so wird derselbe voll wahrgenommen. Das Ohr zeigt sich für ihn garnicht ermüdet.

Nach einigen Sekunden scheint sich das ermüdete Ohr zu erholen. Damit ein Ton wahrgenommen wird, ist eine gewisse Zeit erforderlich (Anklingen), die mit der Schwäche des Tons zunimmt, ebenso hört die Tonempfindung nicht sofort mit dem objektiven Ton auf (Abklingen).

Abraham und K. Schäfer fanden an Sirenentönen, dass zwei Töne, die abwechselnd angegeben werden, dann noch getrennt, ohne zu einem Klang zu verschmelzen, wahrgenommen werden, wenn die Dauer des einzelnen Tones 0·028—0·043 Sekunden beträgt. Dies gilt für alle Töne von der grossen bis zur viergestrichenen Oktave; das Intervall ist ohne Einfluss.

Klangfarbe. Es ist bekannt, daß der Ton verschiedener Instrumente (z. B. Violine und Klarinette) und der menschlichen Stimme bei gleicher Tonhöhe und Stärke sich für unser Ohr in sehr eigentümlicher Weise durch die Klangfarbe, das Timbre, unterscheidet. Diese Eigentümlichkeit besteht nach Helmholtz darin (S. 407), daß bei jedem Ton der Instrumente und unserer Stimme neben dem sog. Grundton immer eine gewisse Zahl von bestimmten höheren Tönen, sog. Obertönen oder Partialtönen in geringerer Intensität mitklingen, deren Schwingungzahl zu der des Grundtons im einfachen Verhältnis der Zahlenreihe steht. Jeder Klang stellt sozusagen ein Orchester im kleinen vor; der Grundton führt den Baß, die Oberstimmen begleiteten leise. Für die verschiedenen Instrumente und die verschiedenen Stimmen ist die Zahl und Intensität der Obertöne zueinander eine verschiedene, und darauf beruht das Charakteristische ihrer Klangfarbe. Das Ohr vermag nun den dargebotenen Klang in seine Bestandteile, Grundton und Obertöne, gleichsam zu zerlegen und dadurch zwischen den Instrumenten und den einzelnen Stimmen zu unterscheiden.

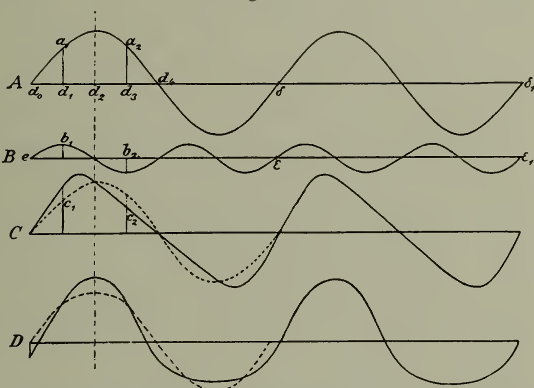
Eine an ihren beiden Enden ausgespannte Saite gerät beim Anschlagen in ihrer ganzen Länge in Schwingungen, dadurch entsteht ein Ton von einer gewissen Höhe und Stärke, der sog. Grundton. Ausserdem teilt sich die Saite in zwei Hälften, von denen jede für sich schwingt, also in der Zeiteinheit die doppelte Anzahl von Schwingungen macht; dadurch entsteht die Oktave des Grundtons oder der erste Oberton. Teilt sich die Saite in 3 Teile, deren jede ihre Schwingungen für sich ausführt, also in der gleichen Zeit dreimal so viel Schwingungen ausführt, als die ganze Saite, so entsteht die Duodecime, der zweite Oberton u. s. f. Indem die Teilung der Saite in 4, 5, 6 u. s. w. Teile fortschreitet und jeder dieser Teile seine eigenen Schwingungen ausführt, entstehen eine ganze Reihe von Obertönen. Ist c der Grundton von der Schwingungszahl (1), so sind die Obertöne folgweise (2) c^{I}, (3) g^{I}, (4) c^{II}, (5) e^{II}, (6) g^{II}, (7) ais^{II}, (8) c^{III}, (9) d^{III}, (10) e^{III}, fis^{III} u. s. w. (s. u. Konsonanz und Dissonanz, S. 574). Dass eine gespannte Saite ausser in ihrer ganzen Länge auch noch in Teilen ihrer Länge schwingt, davon kann man sich am Monochord durch passend aufgesetzte leichte Gegenstände (Papierschnitzel, sog. Reiterchen) überzeugen. Die Stärke dieser Obertöne nimmt von den tiefsten zu den höchsten ab, so daß bei letzteren der Grundton vorwiegt; diese Obertöne geben dem Grundton einen eigentümlichen Charakter, die Klangfarbe. Je geübter das Ohr des Beobachters ist, um so höhere Obertöne

vermag es zu unterscheiden. Mittels der Resonatoren kann indes auch das ungeübte Ohr diese Partialtöne auffassen (S. 416).

Es gibt Töne, die ausserordentlich arm an Obertönen sind und daher in der Musik nur zu einer beschränkten Anwendung kommen, z. B. die Flötentöne; sie haben deshalb eine geringere Ergiebigkeit in Vergleichung mit den Tönen der Zungenpfeifen, in denen eine grosse Menge von Obertönen enthalten sind, die das angenehme Gefühl der Harmonie erzeugen. Töne ohne Obertöne erhält man am reinsten, wenn man eine angeschlagene Stimmgabel vor eine entsprechende Rosonanzröhre hält. Diese Töne sind weich, frei von Schärfe und Rauhigkeit und machen den Eindruck einer ungewöhnlichen Tiefe. Unter den menschlichen Lauten kommt ihnen das **U** am nächsten, doch ist auch dieser Vokal nicht frei von Obertönen.

Einfluß der Phasenverschiebung. Die Töne der musikalischen Instrumente sind, wie erwähnt, nicht einfache Töne, sondern vielmehr zusammengesetzte Töne, Klänge. Die Kombination eines Grundtons (Fig. 106, A) und eines zu ihm passenden Obertons (Fig. 106, B) kann nun in der Weise stattfinden, daß beide zu gleicher Zeit anheben, sodaß für je zwei Schwingungen des Obertons die Anfänge seiner Wellenberge und derer des Grundtons genau zusammenfallen (Fig. 106, C), oder aber es können die Wellenberge und die Wellentäler des Obertons so gegen die des Grundtons verschoben sein, daß der Wellenberg des Obertons immer um ein Stück später anfängt, als der des Grundtons, daß also zwischen Grundton und Oberton eine Phasendifferenz besteht (Fig. 106, D). Wie Helmholtz nun gezeigt und Hermann und neuerdings durch eingehende Versuche Lindig bestätigt haben, bleibt auch bei einer solchen Verschiebung des Obertons gegen den Grundton, also bei Phasendifferenz beider nichtsdestoweniger der Klang beider Töne ein und derselbe. Aus dieser wichtigen Erfahrung ergibt sich, daß das Ohr die verschiedene Gestalt der Schallwellen (darin gleichsam dem Auge unterlegen) nicht unterscheidet, wohl aber die Zusammensetzung der gegebenen Gestalt (darin gleichsam das Auge übertreffend) aus ihren einfachen Bestandteilen erkennt, oder daß, wie dies schon G. S. Ohm abgeleitet hat, das Ohr beim Hören eine zusammengesetzte periodische Schwingung in einfach pendelartige Schwingungen zerlegt.

Fig. 106.



Klang aus Grundton und erstem Oberton: A Grundton, B erster Oberton; C Klang ohne, D mit Phasenverschiebung (des ersten Obertons um $^1/_4$ Wellenlänge).

Theorie der Tonempfindungen. Die Tatsache, daß wir eine große Anzahl von einzelnen Tönen getrennt wahrzunehmen vermögen, ferner, was damit zusammenhängt, die Fähigkeit, die Klangfarbe zu unterscheiden, schließlich die Tatsache, daß wir bei mehreren gleichzeitig ertönenden Klängen einen bestimmten Klang oder Ton herauszuhören vermögen, gerade wie wir in einem Konzert eine Stimme oder ein Instrument heraushören, wenn wir unsere Aufmerksamkeit darauf richten, hat zu der Annahme geführt, daß in unserem Ohr ein Resonatorenapparat sich befindet. Für jeden unterscheidbaren Ton sind dann ein oder einige noch weiter abgestufte Resonatoren vorhanden, die ansprechen, wenn der Ton dem Ohr zugeleitet wird. Helmholtz glaubte anfangs, daß die Corti'schen Bögen die Resonatoren seien; doch fehlen diese den Vögeln nach Hasse. Hensen hat dann darauf aufmerksam gemacht, daß die Membrana basilaris (Fig. 104 S. 565) der abgestimmte Teil sein dürfte, da ihr eigentümlicher Bau und ihre eigentümliche Verbreiterung vom Anfang bis zum Ende des Schneckenkanals die Annahme nahe legt, daß die einzelnen, den Saiten entsprechenden drehrunden Fasern der Basilarmembran eine von den hohen bis zu den tiefen Tönen hinunter kontinuierlich fortgehende Abstimmung hätten. Nach Helmholtz wäre der Nervenendapparat der Schnecke, das Corti'sche Organ, der Klaviatur eines Klaviers zu vergleichen; und zwar sei die Basilarmembran als eine Aneinanderreihung gespannter Saiten zu betrachten, deren jeder einzelnen ein bestimmter Eigenton zukommt, und von denen einzelne, unabhängig vom Ganzen, in Mitschwingungen, in Resonanz versetzt werden, wenn ihr Eigenton angeschlagen wird. Die Corti'schen Bögen nehmen von der Basis der Schnecke bis zur Spitze an Höhe ab und an Breite zu, ebenso verbreitert sich die Basilarmembran von unten nach oben. Man stellt sich nun vor, daß die auf der Basilarmembran aufstehenden Corti'schen Bögen einen Einfluß auf die Eigenschwingung der Membran haben, daß sie durch Form, Größe und Spannweite ihrer Bögen den Eigenton verändern, den Schwingungen einen Widerstand entgegensetzen, also als Dämpfer wirken. Es schwingt nach dieser Vorstellung auf einen bestimmten Ton niemals die ganze Basilarmembran, sondern immer nur ein bestimmter Abschnitt derselben mit, und dadurch wird es verständlich, daß unser Ohr die Fähigkeit besitzt eine so große Reihe von Tönen zu unterscheiden. Da die drehrunden Fasern der Basilarmembran von der Basis bis zur Spitze der Schnecke an Länge zunehmen und ceteris paribus (d. h. bei gleicher Dicke und Spannung) die Tonhöhen zweier Saiten sich umgekehrt wie deren Längen zueinander verhalten, so wären die hohen Töne in die unteren, die tiefen in dem dem Helicotrema näheren, oberen Teil des Schneckenkanals zu verlegen. Wenn nun aber die Basilarmembran oder bestimmte Abschnitte derselben in Mitschwingungen geraten, so würden die aufsitzenden Teile, die Stäbchen- und Härchenzellen, auf- und abwärts bewegt werden.

die an den Huschke'schen Zähnen haftende Deckmembran (Fig. 104) würde dagegen je nachdem von den Stäbchen in die Höhe getrieben oder losgelassen werden. Indem nun die mit Stäbchen versehenen Corti'schen Zellen gegen die starre Substanz der Deckmembran anstoßen, werden die Zellen und dadurch die mit jeder einzelnen dieser Zellen in Verbindung stehende Faser des Hörnerven mechanisch erschüttert.

Die Anzahl der Saiten der Membrana basilaris und dementsprechend die der Hörzellen beträgt nach Waldeyer und Hensen etwa 16—20000; sie würde ausreichen für alle musikalischen Töne, die wir zu unterscheiden vermögen. An jede Stäbchenzelle, also an jeden mitschwingenden Apparat tritt eine Faser des Hörnerven heran. Beim Erklingen eines bestimmten Tons wird daher niemals der ganze Hörnerv in Erregung versetzt, sondern nur eine Anzahl von Fasern, die zu den in Erschütterung versetzten Stäbchenzellen gehen. Das Hören verschiedener Töne besteht also in nichts anderem als in einer Erregung verschiedener Fasern des Hörnerven. Die Vermittlung verschiedener Tonempfindungen durch verschiedene Nervenfasern ist analog dem, was für den Geschmack und Geruch postuliert worden ist, und was wir bei den Farbenempfindungen noch kennen lernen werden. Die Erregung dieser Hörnervenfasern hat ebenso wenig wie die anderen Sinnesnerven etwas Spezifisches. So kann auch durch Druck oder Zerrung des Hörnerven, ferner durch galvanische Reizung des Hörnerven (Anbringen der Kathode in den Gehörgang) während der Dauer des Stromes eine Tonempfindung hervorgerufen werden. Auch der Vorgang der Leitung im Nervenstamm ist durchaus der nämliche, wie bei allen anderen Nerven; er erfolgt nach dem Gesetz der isolierten Leitung (S. 426) ausschließlich in der Bahn der erregten Nervenfasern bis hinauf nach dem Zentrum. Vielmehr ist es die Verbindung des Acusticus mit den Rindenzellen im Gehirn, wodurch die Nervenerregung in eine Gehörempfindung umgesetzt wird. Die Empfindung eines Klanges (der Klangfarbe) würde also darin bestehen, daß zu der Erregung einer bestimmten Nervenfaser, die durch den Grundton erzeugt wird, gleichzeitig hinzukommen schwächere aber untereinander verschieden starke Erregungen anderer Nervenfasern, deren Enden durch die andern neben dem Grundton angegebenen Obertöne gereizt werden. Jede Nervenfaser sendet nun ihre Erregung isoliert zur Hörsphäre und hier werden die einzelnen Empfindungen zu einer gemeinsamen, zu der Wahrnehmung des Klanges wiedervereinigt. Das Hörzentrum oder die sog. Hörsphäre, liegt beim Hunde, Affen und Menschen in der Rinde des Schläfenlappens (S. 484). Wird die Rinde beider Schläfenlappen (Fig. 90, B) exstirpiert, so benimmt sich der Hund wie ein tauber, „rindentaub". Rein zentrale Erregung dieses Hörzentrums, wie sie nicht selten im Traum oder im Fieberzustande oder bei Hirnkrankheiten statthat, ohne daß ein Schall von außen einwirkt, führt gleichfalls

zu subjektiven Gehörempfindungen, sog. Gehörhalluzinationen, die bei krankhafter Reizbarkeit des Gehirns, z. B. bei Geisteskranken häufig auch im wachen Zustande sich einstellen. — Der N. acusticus entspringt als 8. Hirnnerv (Fig. 92, S. 497) mit einem ventralen Kern zwischen Kleinhirnschenkel und Corpus restiforme und mit einem dorsalen Kern vom Boden der Rautengrube (4. Hirnventrikel); von beiden Kernen ziehen die Fasern als Striae acusticae zur Mittellinie, wo sie sich z. T. kreuzen (Raphe). Nur der eine Ast, der N. cochlearis, ist der eigentliche Hörnerv, der N. vestibularis vermittelt nur Gleichgewichts- und Bewegungsempfindungen (S. 576).

Konsonanz und Dissonanz. Zusammenklingende Töne, deren Schwingungzahlen in einem einfachen Verhältnis stehen, sind für uns mit einem angenehmen Gefühl verbunden, wir nennen sie Konsonanzen; andere hingegen empfinden wir als unangenehm, manchmal sogar unerträglich, Dissonanzen. Helmholtz hat diese Eigenschaften der Klänge aus der Lehre von den Partialtönen abzuleiten versucht.

Werden zwei der Höhe nach nicht sehr differierende Töne zugleich angeschlagen, so hört man keinen ganz gleichmässigen Abfluss des Tones; es treten stossweise Verstärkungen und Abschwächungen, sog. „Schwebungen" des Tones auf, hervorgebracht durch Interferenz der Schallwellen, die entstehen, wenn Wellenberge der einen Schallwelle abwechselnd mit Wellenbergen und mit Wellentälern der anderen zusammenfallen. Die Anzahl der Schwebungen ist gleich der Differenz der Schwingungzahlen beider Töne. Je mehr also die Töne konsonieren, um so seltener werden sie. Ist ihre Zahl grösser als 10 pro Sekunde, so werden sie nicht mehr einzeln empfunden, sondern mischen sich als Geräusch dem Klang bei, der bei einer grösseren Frequenz der Schwebungen (20—30 pro Sek.) für den Gehörnerven so unangenehm wird, wie ein flackerndes Licht für den Gesichtsnerven. Wird ihre Frequenz (d. h. die Differenz der Schwingungzahlen der beiden Töne) noch größer (über 32), so hört man neben den beiden ursprünglichen Tönen noch einen dritten Ton, Interferenz- oder Kombinationston (S. 575). In den raschen Schwebungen, die zwischen Grundton und Obertönen verschiedener Töne entstehen, ist nach Helmholtz der Grund der Dissonanz zu suchen.

Die Schwebungen sind subjektiver Natur, sie erregen keinen Resonator; sie werden auch dann empfunden, wenn jeder der beiden Töne gesondert einem Ohr zugeführt wird. Helmholtz erklärte sie dadurch, dass die beiden Töne gemeinsam benachbarte Resonatoren in der Schnecke erregen.

In der Musik handelt es sich häufig um das Zusammenklingen mehrerer Töne miteinander, den Akkord. Auch hier kommt es wesentlich darauf an, dass die Töne miteinander keine Schwebungen erzeugen; wenn je zwei Töne mit einander konsonant sind, so ist auch der Akkord aller zusammen ein konsonanter; so ist der bekannte Dreiklang C E G ein wohlklingender Akkord.

Bei der Erörterung über die Klangfarbe war gezeigt worden, daß die Obertöne in einem einfachen Zahlenverhältnis zum Grundton stehen, man hat sie daher auch harmonische Obertöne genannt. Dies trifft aber streng genommen nur für die 6 ersten Teiltöne zu; der 7. und 11. Teilton, welche nur annähernd durch ais und fis wiedergegeben werden, gehören garnicht der

Tonleiter an und geben Dissonanzen, ebenso der 9. Oberton. Treten diese Töne stärker hervor, so wird der Klang rauh und schrill. Die Klänge der eigentlich musikalischen Instrumente sind durch ihre harmonischen Obertöne charakterisiert. Instrumente, die Klänge mit unharmonischen Obertönen hervorbringen, gehören streng genommen nicht zu den musikalischen Instrumenten; das sind elastische Stäbe (Glasharmonika, Strohfidel), elastische Scheiben (Glocken), gespannte Membranen (Pauke, Trommel).

Kombinationstöne. Werden zwei Töne von verschiedener und nicht zu nah liegender Höhe gleichzeitig angegeben, so kann man neben diesen noch einen dritten in der Regel schwächeren Ton hören. Ertönt z. B. gleichzeitig f^{II} und c^{III} so hört man noch einen Ton f^{I}, die tiefere Oktave von f^{II}, dessen Schwingungzahl also gleich der Differenz der Schwingungzahlen von f^{II} und c^{III} ist. Diese von Sorge (1740) entdeckten und von Tartini weiter untersuchten Töne nennt man Differenztöne. Ausser diesen Kombinationstönen gibt es noch andere, deren Schwingungzahl gleich der Summe der Schwingungzahlen der beiden primären Töne ist, Summationstöne; sie haben eine viel geringere Intensität als die ersteren und sind daher schwerer wahrnehmbar.

Die Kombinationstöne haben eine wichtige Bedeutung für die Theorie der Tonempfindungen. Wenn dieselben nämlich, wie behauptet worden ist (Th. Young), Schwebungstöne (S. 574), also subjektive sind, so kann die Schnecke kein bloßer Resonanzapparat sein, dessen einzelne Resonatoren durch objektive Töne zum Mittönen gebracht werden. Vielmehr muß dann das Ohr befähigt sein, jede Periodizität als Ton zu empfinden. Damit fällt die Resonanzhypothese. Helmholtz hat deswegen auch gesucht, die objektive Existenz der Kombinationstöne nachzuweisen; sie sollten infolge unsymmetrischer Elastizität in den schalleitenden Teilen des Ohres objektiv entstehen. L. Hermann hat dagegen die Resonanzhypothese so erweitert, dass sie mit der subjektiven Natur der Kombinationstöne und der ihnen ähnlichen Intermittenztöne vereinbar ist. Zwischen Resonator und Akustikusfaser schiebt sich nach ihm eine Zelle ein, die in der Periodik des Resonators getroffen, die zugehörige Akustikusfaser erregt („Zählzelle"). Alle Zählzellen sind untereinander verbunden; es kann daher eine Zelle durch einen anderen Resonator von dessen Zelle aus erregt werden, wenn dieser Resonator in Perioden erregt wird, die der Periodik der ferneren Zelle entspricht. Andere haben die Resonanzhypothese ganz aufgegeben und andere Theorien aufgestellt (Ewald, ter Kuile u. a.). Neuere Untersuchungen (R. Schäfer und Abraham, Zwaardemaker) haben die objektive Existenz der Intermittenztöne erwiesen, also die Helmholtz'sche Theorie wieder gestützt.

Gehör der Tiere. Aus der Uebereinstimmung im Bau des Gehörorgans sämtlicher Säuger — nur das äußere Ohr zeigt eine sehr verschiedene Ausbildung (S. 558) — läßt sich folgern, daß auch die Tiere, gleichwie der Mensch, mannigfache Gehörseindrücke erhalten, und daß diese ihnen zum Bewußtsein, zur Wahrnehmung gelangen. Das Spitzen der Ohren und das Benehmen der Tiere, sobald nur das leiseste Geräusch erfolgt, deutet darauf hin, daß sie auch die Richtung und Entfernung der Schallquelle zu beurteilen vermögen. Pferde besitzen meist ein sehr feines Gehör, das leiseste Geräusch weckt sie aus dem Schlaf: bei

Hunden ist die Hörschärfe individuell verschieden. Im allgemeinen scheinen Pflanzenfresser ein feineres Gehör zu besitzen als Fleischfresser. Den Fischen fehlt eine eigentliche Schnecke; nach Versuchen von Kreidel ermangeln sie auch vollständig des Hörvermögens.

Bedeutung der Ampullen und Bogengänge. Die durch den Steigbügelstoß erregte Wellenbewegung der Perilymphe erschüttert mechanisch die steifen langen Haare der Epithelzellen der Ampullen (S. 567) und versetzt dadurch die mit den Epithelien zusammenhängenden Nervenendigungen in Erregung. Noch stärker wird die Erregung ausfallen, wenn die von den Haarzellen getragenen Otolithen des Vestibulum durch die Wasserwellen in Schwingungen geraten. Hier haben wir es offenbar nicht mit abgestimmten Teilen, wie in der Basilarmembran des häutigen Schneckenkanals zu tun.

In den häutigen Bogengängen finden sich, von den Ampullen abgesehen, keine Endigungen des Hörnerven; es haben auch die Bogengänge mit dem Hören an sich nichts zu tun.

Dagegen treten nach der Endeckung von Flourens (1828), die seitdem vielfach bestätigt worden ist, nach Verletzung der Bogengänge eigentümliche schüttelnde drehende und pendelnde Kopfbewegungen auf. Zerstört man Tauben die Bogengänge beiderseits, so tragen sie nach Goltz einige Zeit danach den Kopf verdreht und zwar anfangs nur schief, unter Umständen aber so, daß der Schnabel vertikal nach oben gerichtet ist, daneben zeigen sie Zwangsbewegungen (Reitbahngang nach der einen oder anderen Seite). Aehnliche Erscheinungen von Zwangsbewegungen (Verdrehungen der Augen, Wälzen um die Längsachse) oder wenigstens Störungen in der Koordination der Bewegungen und in der Erhaltung des Gleichgewichtes beobachtet man bei Kaninchen und Fröschen. Die zuerst heftig bekämpfte Anschauung von Goltz, daß die Bogengänge zum sog. statischen oder Gleichgewichtsinn in Beziehung stehen, und daß diese Gleichgewichtsempfindungen durch die drei Koordinatenebenen des Raums (horizontal, frontal, saggital), in denen die Bogengänge liegen, vermittelt werden, erfreut sich zahlreicher Anhänger. Nach neueren Erfahrungen sind die Bogengänge die Perzeptionsorgane für die Drehungen des Kopfes und des Körpers. Mach und Breuer sahen bei mechanischer, thermischer oder elektrischer Reizung der einzelnen Kanäle eine Reaktionsbewegung des Kopfes in der Ebene des gereizten Kanals erfolgen. Bei Tauben, deren Bogengänge eröffnet waren, sah R. Ewald, sobald er eine fein ausgezogene Glaskapillare in einen häutigen Kanal einsetzte und somit die Endolymphe ansog, d. h. eine Strömung in letzterer erregte, eine zuckende Kopfdrehung um eine zur Ebene dieses Bogenganges senkrechte Achse. Diese gesetzmäßige Beziehung der räumlichen Anordnung der Bogengänge zur Richtung der Kopfdrehung bei experimentell erzeugter Bewegung ihrer Endolymphe macht die Beziehung der Bogengänge und ihrer Ampullarnerven zur koordinierten Muskelinnervation im Interesse der Erhaltung des Gleichgewichtes wahrscheinlich. Endlich ist noch hervorzuheben, daß total labyrinthlose Tiere Erschlaffung der gesamten willkürlichen Muskulatur (Wegfall des Muskeltonus) und Menschen infolge beiderseitiger Labyrinthzerstörung ebenfalls die Erscheinungen der Muskelatonie (Astasie, Abasie [S. 489]) zeigen.

Der Gesichtsinn.

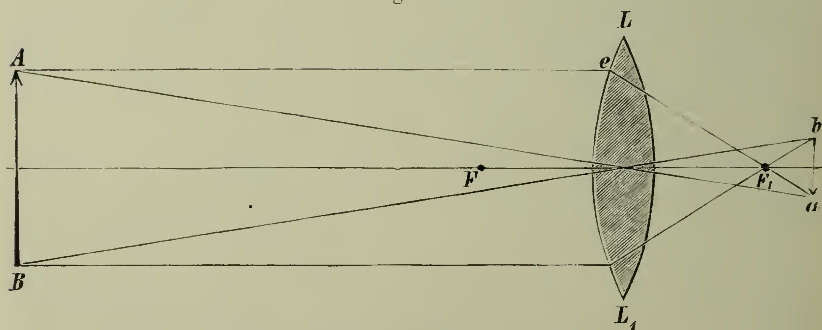
Licht ist der allgemeine Ausdruck für diejenige Bewegung des den ganzen Weltall erfüllenden unwägbaren elastischen Stoffes, des sog. Aethers, welche in das Auge der Tiere gelangend in deren Gehirn eine spezifische Empfindung, die Lichtempfindung hervorruft.

Das Licht wird durch transversale Schwingungen des Aethers von außerordentlicher Schnelligkeit erzeugt. Die Lichtwellen pflanzen sich mit ungeheurer Geschwindigkeit und (im Gegensatz zu den Schallwellen) auch durch das Vakuum fort, sie durcheilen in Sekunde etwa 42000 geographische Meilen (315000 km). Die Lichtstärke nimmt ebenso wie die Schallstärke im umgekehrten Verhältniß des Quadrats der Entfernung ab, d. h. in der doppelten Entfernung ist sie 4mal, in der dreifachen 9mal geringer u. s. f. Man unterscheidet die Körper als selbstleuchtende, wie die Sonne und die Fixsterne, und als nichtleuchtende, also solche, welche selbst keine Lichtquelle vorstellen, denen vielmehr das Licht zugeleitet worden ist. Die leuchtenden Körper kann man sich zusammengesetzt denken aus einer unendlichen Zahl leuchtender Punkte, und von jedem dieser leuchtenden Punkte pflanzt sich das Licht nach allen Richtungen in Bahnen fort, die gradlinig bis ins Unendliche fortschreiten, die Lichtstrahlen. Treffen diese auf feste Körper, so sind drei Fälle möglich: entweder die Lichtstrahlen werden von dem Körper mehr oder weniger vollständig aufgenommen, ausgelöscht, absorbiert, oder sie werden von ihm zurückgeworfen, reflektiert, oder sie gehen durch ihn hindurch. Wenn ein Körper die auftreffenden Lichtstrahlen absorbiert, so erscheint er uns dunkel, schwarz. Bei weitem die Mehrzahl der Körper absorbiert nur einen Teil der auf sie fallenden Lichtstrahlen und wirft die übrigen zurück, und wenn einige dieser Strahlen in unser Auge fallen, werden uns jene Körper sichtbar. Ist die Oberfläche der Körper glatt, poliert, so werden die zurückgeworfenen Lichtstrahlen regelmäßig in einer bestimmten Richtung reflektiert, gespiegelt. Unebenheiten der Oberfläche bewirken, daß die Lichtstrahlen nach allen Richtungen unregelmäßig zerstreut werden. Durchscheinende Körper sind solche, die das Licht zum Teil hindurchlassen, zum Teil in ihrem Innern unregelmäßig reflektieren.

Körper, welche die Lichtstrahlen möglichst vollständig und regelmäßig zurückwerfen, wie blank polierte Metalle oder (mit einem Amalgam von Zinn und Quecksilber) belegtes Glas, heißen Spiegel. Für die Reflexion des Lichtes gilt das Gesetz, daß der Einfallswinkel, d. h. der Winkel, den die auf den Spiegel treffenden Lichtstrahlen mit dem Einfallslot bilden, gleich ist dem Reflexionswinkel, und daß der einfallende und der reflektierte Strahl sowie das Einfallslot in einer Ebene liegen. Unregelmäßige Reflexion der Lichtstrahlen nach allen Seiten bezeichnet man als Zerstreuung des Lichtes. Die Bahn der Lichtstrahlen ist nur so lange vollkommen gradlinig, als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eine gleichförmige ist; das ist der Fall, solange der Lichtstrahl in demselben Medium bleibt. Trifft er aber ein anderes Medium von größerer oder geringerer Dichte, so erleidet seine Geschwindigkeit und dadurch seine Richtung beim Eintritt in das neue Medium eine Aenderung, er wird gebrochen, und zwar wird er nach dem Snell'(Descartes')schen Gesetz

(1621) derart abgelenkt, daß der Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des Brechungswinkels stets in einem konstanten Verhältnis steht, das von der Natur des resp. Mediums abhängt. Die Zahl, welche angibt, wie vielmal größer der Sinus des Einfallswinkel ist beim Uebergang aus dem luftleeren Raum in ein bestimmtes Medium als der Sinus des Brechungswinkels, wird der Brechungsexponent genannt. Der Brechungsexponent des Wassers ist für die D-Linie des Spektrums etwa 1·33, der von Flintglas 1·63. Der einfallende und der gebrochene Strahl sowie das Einfallslot liegen in einer Ebene. Ist der Einfallswinkel = 0, d. h. trifft ein Strahl die brechende Fläche senkrecht, so setzt er ohne Ablenkung seinen Weg fort. Geht ein Lichtstrahl durch einen Körper, der nur geringe Dicke und parallele Flächen hat (Fensterscheibe, Uhrglas und die diesem vergleichbare Hornhaut des Auges), so erleidet er eine kaum merkliche Ablenkung, er wird höchtens sich selbst parallel, um ein Geringes verschoben. Sind aber die brechenden Flächen eines Körpers sphärisch gekrümmt, wie bei den Glaslinsen, so haben wir zu unterscheiden zwischen solchen Linsen, deren Konvexität, und solchen, deren Konkavität den Lichtstrahlen zugewendet ist; jene bezeichnet man als Konvex- oder Sammellinsen, diese als Konkav- oder Zerstreuungslinsen. Für die Sammellinsen gilt das Gesetz, daß alle durch den (geometrischen) Mittelpunkt derselben gehenden sog. Hauptstrahlen (Achsenstrahlen) unverändert bleiben, alle der optischen Achse parallel auffallenden Strahlen so gebrochen werden, daß sie sich jenseits der Linse in deren Brennpunkt oder Focus vereinigen. Zieht man daher (Fig. 102) von einem leuchtenden Punkt A einen Hauptstrahl und einen parallel auffallenden Strahl A e, so liegt der entsprechende Bildpunkt hinter der Linse LL_1 im Schnittpunkt a des Hauptstrahles mit dem nach dem Brennpunkt F_1 gebrochenen und darüber hinaus verlängerten Strahl. Was für einen leuchtenden Punkt gilt, ist in gleicher Weise der Fall für alle leuchtenden Punkte eines

Fig. 107.



Gang der Lichtstrahlen durch eine Sammellinse.

Objektes. Man hat also nur nötig, von den äußersten Punkten des Objektes je einen Hauptstrahl und einen zur Linsenachse parallelen Strahl zu ziehen, um den Ort und die Größe der zugehörigen Bildpunkte, also auch des ganzen Objektes zu finden. Für die Verhältnisse des Auges interessiert uns besonders der Fall, wo das leuchtende Objekt in unendlicher Entfernung gelegen ist; hier werden die parallel auffallenden Strahlen sämtlich hinter der Linse in deren Brenn-

punkt vereinigt, und ferner der Fall (Fig. 107) wo das Objekt näher, in endliche Entfernung rückt, die aber größer ist als die doppelte Brennweite der Linse. Hier wird von dem Objekt A B hinter der Linse LL_1, aber näher der Linse, als das Objekt vor der Linse sich befindet, ein verkleinertes umgekehrtes Bild b a entstehen. Reell heißt das Bild, wenn die Strahlen in ihrer wirklichen Verlaufsrichtung den Vereinigungspunkt, „Bildpunkt", erreichen (wie in Fig. 107); virtuell dagegen, wenn der Bildpunkt nicht von den Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden kann. Das reelle Bild läßt sich an seinem Vereinigungsorte auf einem Schirm (weißes Papier, matte Glasfläche) auffangen, nicht aber das virtuelle.

Je kleiner die Brennweite (f) einer Linse ist, um so größer ist ihre brechende oder optische Kraft. Diese wird also bestimmt durch den reziproken Wert der in Metern gemessenen Brennweite = $1/f$. Als Einheit dient die Dioptrie, d. h. die brechende Kraft einer Linse, welche in einem Medium vom Brechungsindex 1 die Brennweite von 1 m hat. Es hat also eine Linse von $1/2$ Dioptrie 2000 mm Brennweite, eine Linse von 2 Dioptrien 500 mm, von 10 Dioptrien 100 mm Brennweite.

Das Auge gleicht in der Einrichtung und Wirkung seines optischen Apparates vollkommen der Camera obscura, der Dunkelkammer der Photographen. Wie in dieser die vordere Konvexlinse von einem vor ihr befindlichen Objekt im Hintergrunde der Kammer auf eine matte Glastafel oder auf eine lichtempfindliche photographische Platte ein verkleinertes verkehrtes reelles Bild entwirft, so entwirft das anstatt einer einfachen Linse im Auge vorhandene System brechender Flächen auf der Netzhaut ein verkleinertes reelles und umgekehrtes Bild des vor dem Auge befindlichen Objektes. Man kann sich hiervon auf das schlagendste so überzeugen, daß man das durchscheinende Auge eines weißen (Albino-) Kaninchens möglichst rein ausschält und frei aufhängt; man erblickt dann das von (in passender Entfernung vor der Hornhaut befindlichen) leuchtenden Objekten, z. B. dem Fensterkreuz oder einer Lichtflamme auf der Netzhaut entworfene verkleinerte und umgekehrte Bild durch die übrigen Augenhäute durchschimmern (Scheiner, 1609).

Dioptrik des Auges.

Die brechenden Medien und Flächen des Auges. Von den Lichtstrahlen, welche auf die durchsichtige Hornhaut treffen, wird ein geringer Teil schon von der sie überziehenden Tränenschicht und der Hornhaut selbst teils reflektiert, teils unregelmäßig zerstreut, teils absorbiert; die in das Auge eintretende Menge erleidet, da sie aus Luft in ein stärker brechendes Medium eindringt, eine Ablenkung von seiner gradlinigen Bahn, durchsetzt die Hornhaut und gelangt an der Hinterfläche der Hornhaut in den die vordere Augenkammer erfüllenden Humor aqueus. Diesen durchsetzend gelangen die Lichtstrahlen weiter an die

vordere gekrümmte Linsenfläche, durch die Linse hindurch, treten in den Glaskörper ein und gelangen endlich an die Netzhaut; es kommen also fünf brechende Medien in Betracht: Tränenschicht, Hornhaut, Humor aqueus, Linse und Glaskörper, und vier brechende Flächen: vordere und hintere Hornhaut-, vordere und hintere Linsenfläche. Danach erscheint es auf den ersten Blick unendlich schwer, den Gang der Lichtstrahlen im Auge zu ermitteln. Allein die Schwierigkeiten vereinfachen sich sehr wesentlich. Einmal besitzen die Tränenschicht vor der Hornhaut, die Hornhaut selbst und der an ihre Hinterfläche grenzende und die vordere Augenkammer erfüllende Humor aqueus fast genau dasselbe Brechungsvermögen (nach Helmholtz beträgt der Brechungsexponent aller dieser Medien 1·337, ist also gleich dem des Wassers [S. 578]); für den Gang der Lichtstrahlen von der Hornhaut bis zur Linse kann man daher statt der genannten drei Medien ein einziges vom Brechungsvermögen 1·337 und von der Krümmung der Hornhaut substituieren. Auf dies Medium folgt ein noch stärker brechendes, die Kristallinse, und dann ein Mittel, dessen Brechungsvermögen wiederum dem der wässrigen Feuchtigkeit gleichkommt, der Glaskörper. Wir hätten demnach nur drei brechende Medien; Hornhaut, Kristallinse und Glaskörper, und drei brechende Flächen: vordere Hornhaut-, vordere und hintere Linsenfläche. Da nun ferner die optische Achse der brechenden Flächen sämtlich nahezu auf ein und derselben geraden Linie gelegen ist, der sog. optischen Augenachse, die vom Scheitel der Hornhaut durch die Mitte des Auges zieht und, wie wir später sehen werden, die Netzhaut etwas nach oben und innen (nasalwärts) vom sog. gelben Fleck, der Stelle des deutlichsten Sehens, trifft, so haben wir im Auge ein annähernd zentriertes optisches System, dessen optische Achse mit der Augenachse zusammenfällt. Die beim Menschen etwa 4 mm dicke Linse besteht aus konzentrischen Schichten, deren Brechungsvermögen und Krümmung von den äußeren Schichten bis zum Mittelpunkt, dem Linsenkern, kontinuierlich zunimmt. Listing und Helmholtz haben nun berechnet, daß zufolge dieser Eigenschaften das totale Brechungsvermögen sogar noch größer ist als das ihres dichtesten Teiles, des Linsenkernes; das totale Brechungsvermögen Totalindex, der Linse beträgt 1·437. Kennt man so die Brechungsexponenten, so bedarf es nur noch der Feststellung der Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen (Hornhaut, Linse) und ihres Abstandes von einander auf der Augenachse, um an einem solchen vereinfachten, „schematischen“ Auge den Gang der Lichtstrahlen zu berechnen, wie dies zuerst Listing (1853) ausgeführt hat. Die Abstände der brechenden Flächen von einander sind von Brücke an Durchschnitten gefrorener Augen, die Krümmungshalbmesser von Helmholtz nach einer später zu betrachtenden Methode (S. 588) ermittelt und im Wesentlichen den von Listing berechneten gleich gefunden worden. Danach beträgt:

der Krümmungshalbmesser	der	vorderen	Hornhautfläche	. 7·8	mm
„	„	„	„ Linsenfläche	. 10	„
„	„	„ hinteren	„	. 6	„

Abstand vom Scheitel der vorderen Hornhautfläche:

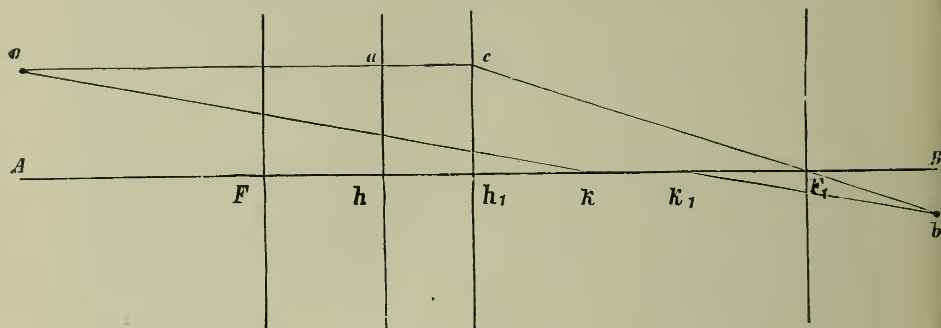
der vorderen Linsenfläche	3·7	mm
„ hinteren „	7·5	„
„ Netzhaut	22·8	„

Die Hornhautoberfläche besteht nach Aubert aus einem zentralen, annähernd sphärischen Teil mit dem obigen Krümmungsradius und aus einem peripherischen flachen Teil. Auch bei weiter Pupille gelangen nur die auf den zentralen Teil auffallenden Strahlen ins Auge, der daher die „optische Zone“ der Hornhaut genannt wird.

Die obigen Zahlen stellen Mittelwerte dar. Sie sind von verschiedenen Forschern mehrfach bestimmt worden und haben im einzelnen etwas abweichende, im ganzen übereinstimmende Werte ergeben.

Nun hat der Mathematiker Gauß (1841) entwickelt, daß für sphärische und zentrierte Systeme, gleichviel welches ihre Zahl und ihre Krümmung sei, sich unter allen Umständen sechs Kardinalpunkte auffinden lassen, mit deren Hilfe man sehr leicht den Gang der Lichtstrahlen dnrch ein solches System bestimmen kann, vorausgesetzt, daß man die Krümmungsradien und das Brechungsvermögen der sphärischen Flächen, sowie ihren gegenseitigen Abstand auf der optischen oder Drehungsachse des Systems kennt. Zu diesen Kardinalpunkten gehören zunächst die beiden Brennpunkte, ein vorderer F im ersten Medium, aus dem die Strahlen kommen, und ein hinterer Brennpunkt F_1 im letzten Medium. Strahlen, die im ersten Medium parallel anftreffen, werden sämmtlich in F_1 vereinigt; umgekehrt werden die Strahlen, die im ersten Medium durch F gehen, nach der Brechung parallel der Axe. Ebenen, welche senkrecht auf die optische Axe des Systems durch die Brennpunkte gehen, heißen die Brennebenen. Zwischen den Brennpunkten liegen die beiden Hauptpunkte h und h_1; die senkrecht auf die Drehungsachse des Systems durch die Hauptpunkte gelegenen Ebenen heißen die Hauptebenen. Um den Gang eines parallel zur optischen Achse aus dem ersten Medium einfallenden Strahles zu finden, verlängert man ihn bis zur zweiten Hauptebene und verbindet den Schnittpunkt mit dem hinteren Brennpunkt F_1. Das Bild eines in der ersten Hauptebene gelegenen Objektes fällt in die zweite Hauptebene und ist gleich groß und gleich gerichtet mit dem Objekt. Zwischen h_1 und F_1 befinden sich die beiden Knotenpunkte, k und k_1. Der Abstand der beiden Knotenpunkte h und h_1 ist gleich dem der beiden Knotenpunkte k und k_1, ferner ist der Abstand von F zu h gleich dem von F_1 zu k_1. Die beiden Hauptebenen entsprechen den brechenden Flächen und die Knotenpunkte den Krümmungsmittelpunkten jener. Die Knotenpunkte sind dadurch charakterisiert, daß ein Strahl, der im ersten Medium nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, nach der Brechung, sich selbst parallel, durch den zweiten Knotenpunkt zieht, so daß er nur um den Abstand der Knotenpunkte vou einander, sich selbst parallel, verschoben ist. Mit Hilfe dieser Gesetze läßt sich der Gang der Lichtstrahlen durch ein zentriertes System, wie Fig. 108, leicht konstruieren. Ist o der Objekt-

Fig. 108.



Gang der Lichtstrahlen durch ein zentriertes System.

punkt, so wird der Strahl o a c nach F_1 gebrochen, Strahl o k geht in der Richtung k_1 b, parallel ok, weiter; wo beide Strahlen sich schneiden, in b liegt der zu o gehörige Bildpunkt. Die ganze Betrachtung gilt indes nur, wenn die dabei in Betracht kommenden Winkel klein sind.

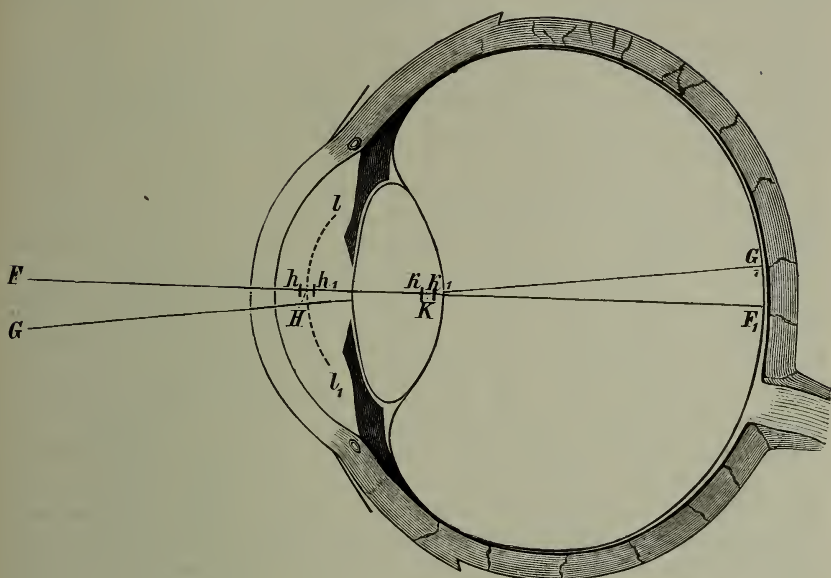
Die Uebertragung der Gauss'schen Entwicklungen auf das zentrierte System der drei sphärischen brechenden Flächen des Auges hat zuerst Moser (1844), dann Listing (1853) ausgeführt. Nach Helmholtz' Bestimmungen haben die Kardinalpunkte dieses schematischen oder mittleren Auges (Fig. 109) auf der Augenachse — diese über den Scheitel der Hornhaut nach vorn verlängert gedacht — folgende Lage zu einander. Es liegt

der erste Brennpunkt	F	12·918	mm	vor	dem	Hornhautscheitel,
„ zweite „	F_1	22·231	„	hinter	„	„
„ erste Hauptpunkt	h	1.940	„	„	„	„
„ zweite „	h_1	2·356	„	„	„	„
„ erste Knotenpunkt	k	6·957	„	„	„	„
„ zweite „	k_1	7·373	„	„	„	„

Es stehen demnach sowohl beide Hauptpunkte wie beide Knotenpunkte im schematischen Auge nur um 0·3 mm auseinander; man kann daher ohne großen Fehler die beiden Hauptpunkte h und h_1 in einen Hauptpunkt H, der etwa in der Mitte der vorderen Augenkammer liegt, und ebenso die beiden Knotenpunkte k und k_1 in einen Knotenpunkt K, der in dem hinteren Teil der Kristallinse liegt, zusammenfallen lassen. Dadurch vereinfacht sich die Rechnung noch mehr. Der hintere Brennpunkt fällt auf die Netzhaut.

Das ganze System der brechenden Flächen im Auge läßt sich (Fig. 109) auf eine konvexe sphärische Fläche l l_1 vom Brechungsvermögen des Humor aqueus (rund 1·34) mit einem Knotenpunkt (Krümmungsmittelpunkt) K zurückführen. Es ist dies Listing's reduziertes Auge; hier liegt der einfache Hauptpunkt H 2—3 mm hinter der vorderen Hornhautfläche, der einfache Knotenpunkt 0·6 mm vor der hinteren Linsenfläche. Die konvexe Kugelfläche l l_1, deren Radius R H = 5 mm ist, stellt die vordere Begrenzungsfläche dieses Auges dar, davor ist Luft, dahinter Humor aqueus. F F_1 ist die optische Achse dieses reduzierten Auges.

Fig. 109.



Schematisches und reduziertes Auge.

Beim Pferde beträgt nach Matthiessen und Berlin

der Krümmungshalbmesser der Hornhaut	19·8	mm
„ „ „ vorderen Linsenfläche	17·3	„
„ „ „ hinteren „	11·3	„

ferner der Abstand vom Scheitel der Hornhaut:

der vorderen Linsenfläche	7	mm
„ hinteren „	20·2	„
„ Netzhaut	44·1	„

Das Pferdeauge läßt sich auf eine Kugelfläche von 20 mm Durchmesser reduzieren, deren Scheitelpunkt 7 mm hinter der Hornhaut und deren Mittelpunkt 3·2 mm vor der hinteren Linsenfläche gelegen ist; die Netzhautknotenpunktdistanz hat J. Hirschberg zu 27 mm ermittelt.

Bei Wiederkäuern (Rind, Schaf, Hirsch) läßt sich das Auge nach Matthiessen auf eine Kugelfläche reduzieren. deren Scheitelpunkt dicht hinter der vorderen Linsenfläche und deren Mittelpunkt etwas hinter der Mitte des Linsenkerns gelegen ist; bei den Karnivoren (Hund, Fuchs, Löwe) nähert sich das Brechungsvermögen der Augen den beim Menschen erörterten Verhältnissen.

Will man für einen bestimmten Objektpunkt den zugehörigen Bildpunkt im reduzierten Auge finden, so braucht man nur vom Objektpunkt G (Fig. 109) eine gerade Linie durch den Knotenpunkt K zu ziehen; wo diese die Netzhaut trifft, in G_1 ist der Bildpunkt gelegen. Eine solche Linie, welche vom leuchtenden Punkt durch den Knotenpunkt zieht, heißt Richtungslinie oder Sehstrahl, und der vereinigte Knotenpunkt K: der Kreuzungs-

punkt der Sehstrahlen; der Winkel, den die von den äußersten Punkten des Objektes ausgehenden Richtungslinien mit einander bilden, heißt der Sehwinkel oder Gesichtswinkel. Diejenige Richtungslinie, welche die Fovea centralis trifft, die Stelle des deutlichsten Sehens, heißt Gesichtslinie oder Sehachse; sie fällt nicht mit der Augenachse zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel von 4—7°.

Bedeutung der Chorioidea und Iris. Für weit entfernte leuchtende Objekte befindet sich die Netzhaut des Auges in einem solchen Abstande von der Hornhaut, daß bei der Form der brechenden Flächen und dem Brechungsvermögen der Augenmedien ein deutliches Bild auf der Netzhaut zustande kommt. Nun haben wir schon früher gesehen (S. 578), daß von einem unendlich weit entfernten Gegenstande eine sphärisch gekrümmte Fläche, auf die wir nach dem Vorhergehenden die sämtlichen brechenden Flächen des Auges reduzieren können, ein hinter der brechenden Fläche und in der Brennebene gelegenes umgekehrtes und verkleinertes reelles Bild entwirft. Ein solches wird in der Tat auch auf der Netzhaut entworfen, wie die direkte Beobachtung am ausgeschnittenen durchscheinenden Auge eines weißen Kaninchens lehrt (S. 579). Hierbei spielen aber noch zwei Momente eine wesentliche Rolle: die Chorioidea und deren Fortsetzung nach vorn, die Iris. Die Chorioidea ist auf ihrer, der Netzhaut zugewandten Fläche mit einer Mosaik polygonaler schwarzer Pigmentzellen besetzt, denen diese Haut ihre schwarze Färbung verdankt. Fällt nun durch das Loch in der Iris, die Pupille, Licht in das Augeninnere, so würden, wäre der Augenhintergrund hell, von diesem die Lichtstrahlen zurückgeworfen und unregelmäßig zerstreut werden, wir würden so gleichsam geblendet, und die entstehenden Bilder würden undeutlich werden. Der schwarze Augenhintergrund absorbiert den größten Teil des einfallenden Lichtes und beugt so den erwähnten Sehstörungen vor. Zum gleichen Zwecke wird bekanntlich das Innere unserer optischen Instrumente und photographischen Apparate (Fernrohr, Mikroskop, Camera obscura) geschwärzt.

Auch die Iris zeigt eine Pigmentschicht, doch bei verschiedenen Individiduen bald in geringerer, bald in größerer Menge, daher sie bald heller, bald dunkler gefärbt erscheint. In den blauen Augen hat sie nur an ihrer Rückseite eine dünne Schicht schwarzen Pigments, das durch das übrige farblose Irisgewebe bläulich oder grau durchschimmert. Ist die Pigmentierung sehr stark entwickelt, so erscheint die Iris tief dunkelbraun. Dazwischen liegen je nach dem Pigmentgehalt eine große Anzahl von Farbennuancen. Bei den Albinos (Kakerlaken), die sowohl unter den Menschen wie Tieren (weiße Kaninchen) vorkommen, und bei denen das Pigment, wie am übrigen Körper (Haut und Haare), so auch im Auge fehlt, erscheint die Iris rötlich, die Pupille intensiv rot; mangels Absorption der einfallenden Lichtstrahlen durch den Augenhintergrund werden diese Individuen vom Tageslicht geblendet und suchen durch Zusammenkneifen der Lider die ins Auge einfallende Lichtmenge

möglichst zu verringern. Merkwürdig ist, daß weiße Hunde und Katzen mit blauen Augen taub sind (Buffon, Blumenbach, Darwin).

Die Iris dient dem Auge ferner als Blende. Ist nämlich die Krümmung einer Linse oder einer einfach sphärischen Fläche von der Mitte bis zum Rande sehr stark, so werden die parallel auffallenden Strahlen nicht alle in demselben Punkt, dem Brennpunkt, vereinigt, vielmehr liegt der Vereinigungspunkt der Randstrahlen viel näher als derjenige der zentralen Strahlen; es entstehen so statt eines Brennpunktes eine Reihe auf der optischen Achse hinter einander gelegener Brennpunkte, eine Brennlinie, diakaustische Linie. Infolge davon werden die Bilder undeutlich; es schneidet das Bild des Objektes nicht scharf ab, sondern setzt sich nach den Seiten mit verwaschenen Rändern fort. Man bezeichnet diesen Uebelstand als sphärische Aberration, die, weil sie auch einfarbigen Lichtstrahlen zukommt, zu den monochromatischen (s. u.) gehört. Wie in den optischen Instrumenten diesem Uebelstande die sog. Blende entgegenwirkt, nämlich ein geschwärzter und passend eingefügter Ring, der nur den zentralen Strahlen den Durchgang gestattet, so ist dies im Auge mit der Iris der Fall. Die von der Peripherie der Hornhaut auf die Iris auffallenden Strahlen werden von ihr reflektiert und zerstreut und nur den achsialen Strahlen der Eintritt durch die Pupille in die Linse gestattet. Vor allen übrigen Blenden, wie wir sie in optischen Instrumenten anbringen, hat die Iris den eminenten und künstlich kaum nachzuahmenden Vorzug, daß sie, von der Abblendung der Randstrahlen abgesehen, noch die Menge des einfallenden Lichtes je nach Bedürfnis mit Hilfe ihres Ringmuskels (sphincter pupillae) reguliert. Im Dunkeln hat die Pupille maximale Weite, bei Menschen bis zu 10 mm Durchmesser nach Cl. du Bois-Reymond; jedesmal, wenn die Tiere ins Licht sehen, verengt sich die Pupille und zwar um so stärker, je größer die Intensität der einfallenden Strahlen ist, sodaß sie beim Sehen in helles Sonnenlicht nur etwa die Größe eines Stecknadelkopfes (3 mm Durchmesser) hat. Der hierbei stattfindende Mechanismus und die Innervation ist uns bereits bekannt (S. 487, 498). Die Pupille ist bei Mensch, Hund, Kaninchen u. a. kreisrund, bei Wiederkäuern, ferner bei Einhufern (Pferd, Esel) und Dickhäutern (Schwein, Eber) queroval und wird bei Verengerung der Pupille zu einem queren Spalt; bei den Katzentieren bildet die Pupille ein senkrechtes Oval, das bei grellem Licht zu einem senkrechten Spalt wird.

Intraokularer Druck. Der in seinem Innern von Flüssigkeiten erfüllte Augapfel steht während des Lebens konstant unter einem Druck von 20 bis 30 mm Hg und erscheint daher beim Befühlen prall und unnachgiebig. Wenn auch die nächsten Ursachen für die Entstehung und Konstanz dieses Druckes noch nicht bekannt sind, so ist wohl kaum zu bezweifeln, daß er in letzter Instanz vom Blutdruck innerhalb der Chorioideal- und Netzhautgefäße abhängt. Darauf weist hin, daß er im allgemeinen mit der Zunahme des

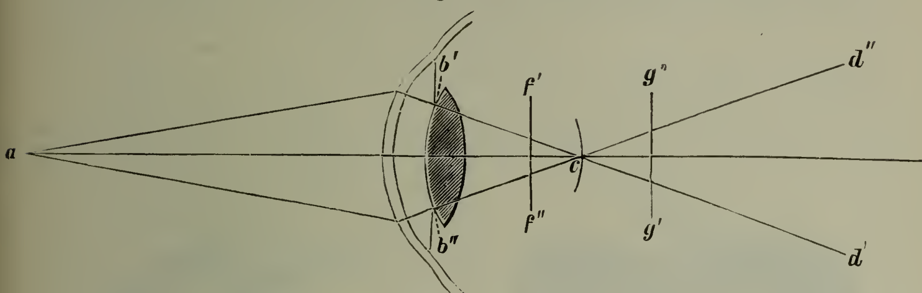
arteriellen Druckes steigt, ebenso bei venöser Stauung. Der Humor aqueus scheint ein wichtiges Glied unter den Regulatoren dieses Druckes zu bilden, insofern er in dem Maße, als er resorbiert wird, auch wieder abgesondert wird. Ist der Humor aqueus infolge Verletzung ausgelaufen, so tritt sehr schnell Ersatz ein; die neu abgesonderte Flüssigkeit ist eiweißreicher als die normale und enthält Fibrin. Stoffe, die im Körper resorbiert sind, erscheinen sehr bald in der vorderen Augenkammer. Dies spricht dafür, daß auch in der Norm beständig Sekretion und Resorption von Humor aqueus stattfindet. Die wesentliche Abscheidungstätte im normalen wie im pathologischen Zustand ist der Ciliarkörper.

Wir haben bisher für das ideale Auge der Tiere nur den Fall betrachtet, daß parallel auffallende, also aus unendlicher Entfernung herkommende Strahlen genau auf der Netzhaut vereinigt werden. Nun besitzt aber unser Auge, wie die einfache Erfahrung zeigt, die Fähigkeit, in Nähe und Ferne deutlich zu sehen. Die Einrichtung des Auges sich für die Nähe und Entfernung so anzupassen, daß beidemal ein deutliches Bild auf der Netzhaut entsteht, heißt Akkommodation.

Zerstreuungsbilder. Die Netzhaut befindet sich (in einem normalen [emmetropischen s. u.] ruhenden Auge) in einem solchen Abstande von der Hornhaut und der Linse, daß bei der Form der brechenden Flächen und dem Brechungsvermögen der Augenmedien von weit entfernten leuchtenden Objekten ein deutliches, verkleinertes und umgekehrtes reelles Bild auf der Netzhaut entworfen wird. Nehmen wir an, der leuchtende Punkt a befände sich in endlicher Entfernung von unserem schematischen Auge (Fig. 110), es fielen also die Strahlen nicht parallel, sondern divergent auf das Auge auf, so werden sie durch die Brechung zwar konvergent gemacht, aber nicht so stark, daß sie in einem Punkte der Netzhaut vereinigt werden, vielmehr liegt dann der Bildpunkt c erst hinter der Netzhaut, die wir uns in f′ f″ vorzustellen haben; es wird also die Netzhaut von den Lichtsrahlen eines Objektpunktes in einer dem kreisförmigen Durchschnitt des Strahlenkegels, dessen Basis die Pupille, entsprechenden Kreisfläche getroffen werden, die man als Zerstreuungskreis bezeichnet. Statt aus einzelnen Bildpunkten setzt sich das Bild des Objektes auf der Netzhaut aus Zerstreuungskreisen zusammen; es wird undeutlich und verschwommen, Zerstreuungsbild. Das Zerstreuungsbild ist um so undeutlicher, je weiter die Netzhaut vom Bildort entfernt ist, und je weiter die Pupille ist, je größer also die Basis des Strahlenkegels ist. Entwirft man von einer leuchtenden Flamme mit Hilfe einer Sammellinse auf einen weißen Papierschirm oder eine matte Scheibe, die man in passender Entfernung hinter der Linse aufstellt, ein scharfes Bild, und nähert man dann die Flamme der Linse, so erhält man statt des scharf umschriebenen Flammenbildes eine weniger hell erleuchtete Kreisfläche. Wenn alle Punkte eines leuchtenden Objektes auf der Netzhaut Zerstreuungskreise geben, so werden die Umrisse un-

deutlich und verschwommen. Daraus geht hervor, dass, wenn wir einen fernen Gegenstand deutlich sehen, ein näherer gleichzeitig undeutlich erscheint, oder mit anderen Worten: in verschiedenen Abständen vom Auge befindliche Gegenstände können ohne weiteres nicht gleichzeitig deutlich gesehen werden.

Fig. 110.



Sehen in Zerstreuungskreisen.

Von einem in endlicher Entfernung befindlichen leuchtenden Punkte würden die divergent durch die Pupille einfallenden Strahlen nicht auf der Netzhaut, sondern erst hinter derselben vereinigt werden. Da nun aber das Auge der Tiere die Fähigkeit besitzt, auch in der Nähe deutlich zu sehen, sich also der verschiedenen Entfernung der Objekte anzupassen, zu akkommodieren, so muß eine Vorrichtung gegeben sein, wodurch die beim Nahesehen divergent auffallenden Strahlen so stark gebrochen werden, daß sie genau auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen, wodurch also das Bild des näheren Gegenstandes nach vorn auf die Netzhaut gerückt wird.

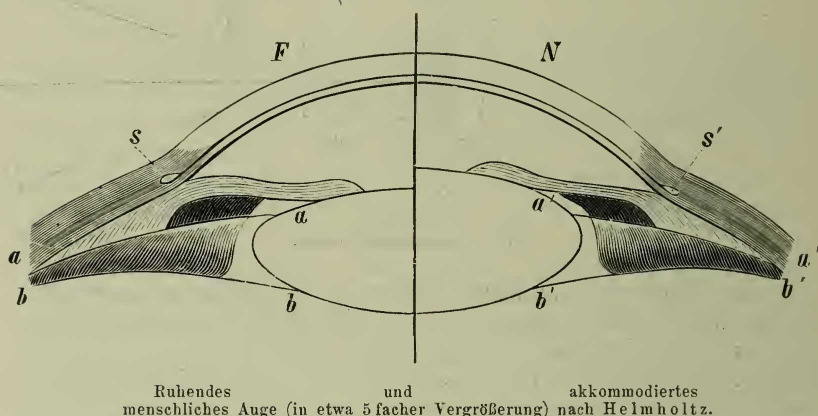
Akkommodation. Die wesentlichste Veränderung, die im Auge beim Uebergange vom Fernsehen zum Nahesehen statthat, ist, von der auf Mitbewegung beruhenden Verengerung der Pupille (S. 460) abgesehen, nach den Untersuchungen von Langenbeck (1849), Cramer (1851) und Helmholtz (1853) die, daß die vordere Fläche der Kristalllinse särker konvex wird und nach der Kornea zu vorrückt, den ihr aufliegenden Pupillarrand der Iris gleichfalls nach vorn drängend. Die hintere Fläche der Linse wird nur wenig stärker gekrümmt und bleibt fast unverändert an ihrem Ort, weil die Spannung des Glaskörpers der Verschiebung nach hinten Widerstand leistet. Die Kristalllinse verdickt sich und nähert ihre Vorderfläche der Hornhaut, verändert aber als Ganzes ihren Ort nicht. Diese Veränderung führt uns der schematische Durchschnitt (Fig. 111) vor, dessen linke Hälfte für die Ferne F eingestellt ist und dessen rechte Hälfte für die Nähe N akkommodiert.

Die Veränderung bei der Akkommodation ergibt sich aus der Beobachtung der Purkinje-Sanson'schen Bildchen. Im Finstern seitlich auf ein beobachtetes Auge blickend, das von der anderen Seite her durch eine Kerzenflamme belichtet wird, sieht man auf demselben drei Bildchen, die von ungleicher

Richtung, Größe und Lichtstärke sind. Nun kann man den Krümmungshalbmesser einer das Licht reflektierenden Kugelfläche aus der scheinbaren Größe, die das darin gespiegelte Bild eines Objektes von bekannten Dimensionen hat, bestimmen.

Helmholtz hat diese Spiegelbildchen mit Hilfe eines von ihm konstruierten Instrumentes „Ophthalmometer" gemessen, das zwar außerordentlich genau, aber für die Handhabung sehr umständlich ist, daher sich für praktische

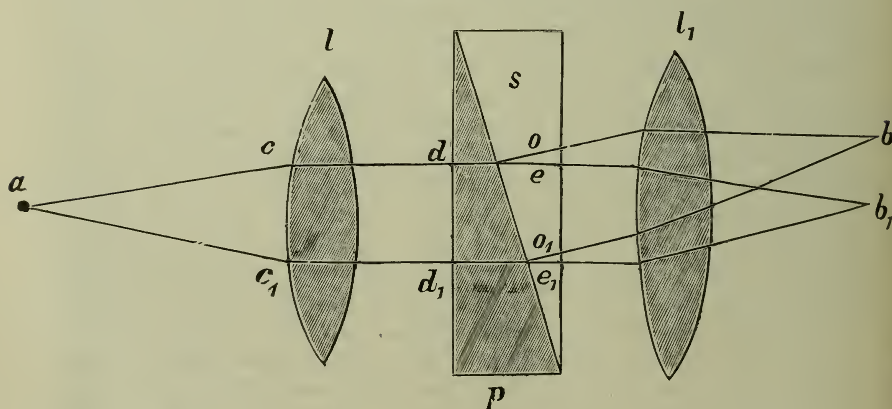
Fig. 111.



Ruhendes und akkommodiertes menschliches Auge (in etwa 5facher Vergrößerung) nach Helmholtz.

Messungen ein von Javal angegebenes Instrument mehr eingebürgert hat. Das Prinzip desselben ist folgendes (Fig. 111): Die von einem leuchtenden Punkt a ausgehenden Strahlen ac und ac_1, durch die Linse l parallel gemacht cd und $c_1 d_1$, treffen auf ein rechtwinkliges Glasprisma p und dann auf ein Kalkspathprisma s, das jeden Lichtstrahl in einen ordentlichen o und o_1 und in einen

Fig. 112.

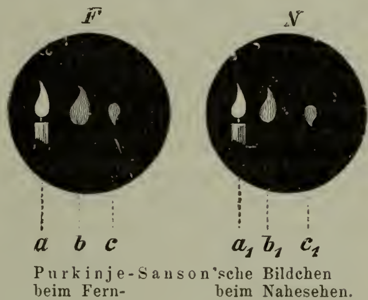


Ophthalmometer von Javal (schematisch).

außerordentlichen Strahl e und e_1 spaltet; durch die Linse l_1 werden o und o_1 nach b, e und e_1 nach b_1 gebrochen, daher entstehen von a zwei Bildpunkte b und b_1. Die Doppelbilder werden also durch ein doppelbrechendes Prisma erzeugt, das man gleichzeitig mit den hellen Flächen, die als Objekt der Hornhautbildchen dienen, um die Achse des Instrumentes rotieren lassen kann. Es werden nun die hellen Flächen und das Prisma so weit gedreht, bis der rechte Rand des einen Bildes sich mit dem linken Rande des anderen Bildes genau berührt. Aus dem direkt ablesbaren Abstande der beiden gespiegelten hellen Flächen läßt sich die Größe des Spiegelbildes und damit der Krümmungsradius der spiegelnden Augenfläche berechnen.

Die Sanson'schen Bildchen anlangend, sieht man (Fig. 113) erstens ein helles aufrechtes Bild a, das Spiegelbild der Kerzenflamme auf der Hornhaut. Das zweite, ebenfalls aufrechte, aber lichtschwächere Bild b wird von der vorderen Linsenfläche entworfen, vorderes Linsenbild, und ist, weil der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche größer als der der Hornhaut ist (S. 581), größer als das von letzterer selbst gespiegelte; da ein Teil des Lichtes bereits von der Hornhaut reflektiert ist, so erscheint das zweite Bildchen von geringerer Lichtstärke als das erste. Endlich kann man bei starker Beleuchtung und scharfer Beobachtung noch ein drittes kleineres, im Verhältnis zu den beiden anderen verkehrtes Bildchen c wahrnehmen (Flammenspitze unten, Flammenbasis oben); das Bild ist umgekehrt, weil es von der hinteren konkaven Linsenfläche, also von einen Hohlspiegel entworfen wird, hinteres Linsenbild, und kleiner, weil die hintere Linsenfläche stärker gekrümmt ist, als die Hornhaut und die vordere Linsenfläche; endlich ist seine Lichtstärke noch kleiner als die des zweiten Bildchens. Aus der Größe dieser Bildchen hat Helmholtz zunächst die Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen bestimmt; ebenso bestimmt man jetzt auch die Entfernung der Scheitelpunkte der brechenden Medien vom Hornhautscheitel (S. 581) am lebenden Auge mittels des Ophthalmometers. Es ist nun klar, daß, wofern bei der Akkommodation die Hornhaut oder die Linsenkrümmung eine Veränderung erfahren oder ihren Ort im Auge wechseln, eine jede Gestalts- oder Ortsveränderung sich in der Größe, Lichtstärke und dem Abstande der Bildchen von einander wird dokumentieren müssen. Es zeigt sich nun bei der Beobachtung der Sanson'schen Bildchen, daß bei der Akkommodation (Fig. 113, N) das erste von der Hornhaut gespiegelte Bildchen a durchaus unverändert bleibt; daraus ist zu schließen, daß die Hornhaut bei der Akkommodation keine Veränderung erleidet. Das vordere Linsenbild b_1 wird bei der Akkommodation kleiner, aber in demselben Maße schärfer, nähert sich dem ersten Bildchen und erweist sich so von einem der Hornhaut näheren und stärker konvexen Spiegel entworfen. Das hintere Linsenbild c_1 zeigt eine minimale Verkleinerung, wobei es gleichfalls noch ein wenig an Intensität zunimmt. Auf diese Weise hat Helmholtz die

Fig. 113.



Purkinje-Sanson'sche Bildchen beim Fern- beim Nahesehen.

Größe dieser Veränderungen ermittelt, die hier tabellarisch zusammengestellt folgen:

	Für die Ferne ∞	Für die Nähe (ca. 150 mm)
Krümmungshalbmesser der Kornea	8 mm	8 mm
„ „ vorderen Linsenfläche	10 „	6 „
„ „ hinteren „	6 „	5·5 „
Vom Scheitel der Kornea Abstand:		
der vorderen Linsenfläche	3·6 „	3·2 „
„ hinteren „	7·2 „	7·2 „
Dicke der Linse	3·6 „	4·0 „

Daß übrigens die Hornhaut bei der Akkommodation unbeteiligt ist, hat bereits Young (1801) bewiesen. Befestigte er ein sechsseitiges Kästchen, „Orthoskop", dessen obere und hintere Fläche offen und dessen vordere durch eine Glasplatte verschlossen ist, mit der hinteren Fläche wasserdicht vor dem Auge und füllte dasselbe mit lauwarmem Wasser, so konnte er (durch Korrektion mittels der nämlichen Sammellinse) sowohl entfernte als nahe Gegenstände deutlich erkennen. Da das Wasser vor und der Humor aqueus hinter der Hornhaut gleiches Brechungsvermögen besitzen (S. 580), ist der brechende Einfluß der Hornhaut in beiden Fällen beseitigt. Würde die Akkommodation auf einer stärkeren Krümmung und infolge dessen stärkeren Brechung der Hornhaut beruhen, so müßten beim Sehen unter Wasser, wo jene Brechung, gleichviel welches die Krümmung der Hornhaut, ausgeschaltet ist, nahe Gegenstände undeutlich werden, was eben nicht der Fall ist. — Blickt man seitlich und etwas von hinten auf ein Auge, so sieht man bei der Akkommodation infolge der stärkeren Krümmung der vorderen Linsenfläche ein stärkeres Hervorwölben des dieser direkt aufliegenden Irisrandes. Die vorher nur zur Hälfte sichtbare schwarze Pupille zeigt jetzt ein schwarzes Oval.

Analog dem Menschen, nämlich durch Zunahme der Linsenwölbung (Linsendicke) infolge Entspannung der Aufhängevorrichtung, akkommodieren nach Th. Beer auch die übrigen Säugetiere und (abgesehen von Unterschieden in Einzelheiten) die Vögel. Auch bei den übrigen in der Luft lebenden Wirbeltieren ist das Auge in der Ruhe für die Ferne eingestellt. Doch geschieht die Akkommodation für die Nähe bei den Amphibien und Schlangen dadurch, daß durch Muskelwirkung die in ihrer Form unveränderte Linse von der Netzhaut entfernt, d. h. der Hornhaut genähert wird. Das Auge der im Wasser lebenden Tiere (Fische und Kephalopoden) ist im Ruhezustande myopisch; es wird aktiv für die Ferne akkommodiert durch Annäherung der kugligen Linse an die Netzhaut mittelst Muskelwirkung. Wenig oder gar nicht entwickelt ist die Akkommodation bei nächtlichen Raubtieren, ferner Hund, Katze, Kaninchen.

Mechanismus der Akkommodation. Die Linse selbst besitzt keine Kontraktilität, ihre Formveränderung kann daher nur eine passive sein. Die Linse ist von ihrer (aus einer strukturlosen Membran bestehenden) Kapsel fest umschlossen. Es setzt sich nun an die hintere Fläche der Linsenkapsel an und verschmilzt mit ihr die homogene durchsichtige und elastische Glashaut (die

Membrana hyaloidea oder Hülle des Glaskörpers), während sich zwischen sie und den Ciliarteil der Netzhaut noch eine andere Membran einschiebt, die Zonula Zinni (Lig. suspensorium lentis), die von manchen als vorderes Blatt der Glashaut aufgefaßt wird; der spaltenförmige Raum zwischen Zonula und Glashaut heißt Petit'scher Kanal. Die Zonula folgt den halskrausenartigen Faltungen der Chorioidea (Proc. ciliares), springt dann von den Falten auf die Vorderfläche der Linsenkapsel über, um mit dieser längs einer der Ciliarfaltung entsprechenden wellig gekrümmten Linie zu verwachsen. Zwischen den Proc. ciliares der Chorioidea und den vorderen Faltenrändern der Zonula liegt der Ciliarteil der Netzhaut, der von der Ora serrata ab nur noch bindegewebig und mit der Chorioidea und Zonula fester verklebt ist. Es entspringt nun vom elastischen Gewebe am Hornhautfalz in der Nähe des Schlemm'schen Kanals (Fig. 106, s und s_1) ein glatter Muskel, der Tensor chorioideae oder M. ciliaris, auch nach seinem Entdecker der Brücke'sche Muskel genannt. Er verläuft von hier aus mit seinen radiär gerichteten Faserzellen nach dem freien Rande der Chorioidea da, wo diese in die Proc. ciliares übergeht; ein Teil der Fasern, nach innen und im vordersten Teil des Muskels gelegen, verläuft circulär und umgibt den Rand der Linse. Helmholtz stellte sich nun vor, daß im lebenden ruhenden Auge durch eine in der Zonula vorhandene radiale Spannung der Linsenrand in der Richtung nach hinten und außen gezogen und so von vorn nach hinten entsprechend abgeplattet erhalten wird. Wenn nun die freien Faserenden des Brücke'schen Muskels nach ihrem Punctum fixum hin am Hornhautfalz rücken, wird die Chorioidea nach vorn gezogen, die Ora serrata etwas dem Hornhautrande genähert und damit die Zonula entspannt. Bei starker Akkommodationsanstrengung ist die Zonula nach Hess so erschlafft, daß die Linse schlottert und, der Schwere folgend, etwas herabsinkt, was sich objektiv und subjektiv nachweisen läßt. Nunmehr kann sich die Linse, vermöge der ihrer Kapsel innewohnenden Elastizität, ihrer natürlichen Form nähern, d. h. dicker werden, und zwar ist die Linse im akkommodierten Auge des Menschen um $^1/_7$ dicker, als im ruhenden Auge. In der Tat konnten sich Hensen und Völckers von der akkommodativen Verschiebung der Chorioidea nach vorn am Auge von Hund, Affe und Katze überzeugen. Ferner fanden sie, daß der Brücke'sche Muskel vom Gangl. ciliare aus innerviert wird, mit dessen Endbäumchen Fasern der dem Oculomotorius entstammenden Radix brevis in Kontakt treten; Lähmung des Oculomotorius ist daher auch mit Akkommodationslähmung verbunden (S. 465, 466). Fehlt im Auge die Linse (angeboren, oder ist sie durch die Staroperation entfernt), „Aphakie", so ist die Akkommodationsfähigkeit aufgehoben (Donders, 1864).

In anderer Weise sucht Schön den Mechanismus der Akkommodation zu erklären. Nach ihm sind hierbei hauptsächlich die zirkulären Fasern des M. ciliaris beteiligt. Sie ziehen die Ciliarfortsätze nach innen und hinten und

bauchen durch diese Einschnürung die vordere Linsenkapsel nach vorn vor, machen also die Linse durch diesen Druck konvexer. Auch Tscherning bestreitet das Erschlaffen der Zonula bei der Akkommodation. Es soll vielmehr die Zonula nach hinten und außen gezogen und dabei die Linse in der Mitte mehr gewölbt, an den Rändern abgeflacht werden. Hiergegen und für die Helmholtz'sche Theorie spricht die oben erwähnte Beobachtung von Hess über das Schlottern der Linse, die übrigens auch bei Physostigminwirkung nachweisbar ist. Ferner steigt der Glaskörperdruck bei der Akkommodation nicht, was nach der Anspannungstheorie eintreten müßte. Schließlich hat man am lebenden iridektomierten menschlichen Auge den Ciliarkörper bei der Akkommodation nach vorn rücken sehen.

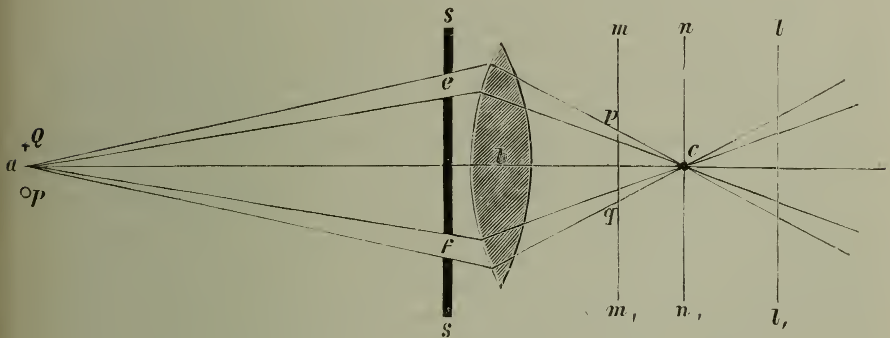
Abgesehen von dieser Verschiebung der Chorioidea nach vorn, verengt sich jedesmal, wenn nahe gesehen werden soll, die Pupille und zwar in beiden Augen zugleich. Einer größeren Nähe des Gegenstandes entspricht eine größere Enge der Pupille; es wird dadurch von einem nahen Gegenstand weniger Licht in das Auge gelassen, was zweckmäßig ist, weil bei gleich weiter Pupille von einem nahen Gegenstande relativ mehr Licht in das Auge gelangen würde als von einem entfernten. Daß indes die Pupillenverengerung für die Akkommodation nicht wesentlich ist, ergibt sich daraus, daß selbst bei fehlender Iris das Akkommodationsvermögen erhalten ist. Die zweite Begleiterscheinung bei der Akkommodation ist die Konvergenzbewegung beider Augen (s. u.). Auch diese ist nicht wesentlich für die Akkommodation, da beide bis zu einem gewissen Grade von einander unabhängig sind. Die Tatsache, daß die Pupille sich beim Nahesehen verengt und daß die Akkommodation für die Nähe mit einem subjektiven Gefühl der Anstrengung verbunden ist, zeigt, daß der aktive Vorgang der Linsenveränderung, die Muskelwirkung, bei der Einstellung für die Nähe stattfindet. Das ruhende Auge ist für die größte Entfernung eingestellt. Durch die Akkommodation wird also die Lichtbrechung im Auge erhöht; bei Einstellung für die Ferne, im nichtakkommodierten Auge ist die Lichtbrechung am geringsten.

Der Akkommodationsapparat wird, in gleicher Weise wie die Innervation der Iris (S. 487), durch Atropin vorübergehend gelähmt (Einstellung des Auges für die Ferne bei erweiterter Pupille), durch Physostigmin (Alkaloid der Kalabarbohne) in einen Krampfzustand versetzt (Einstellung des Auges für die Nähe bei verengter Pupille).

Fernpunkt und Nahepunkt des Auges. Wir haben gesehen (S. 586), daß weit entfernte Gegenstände ein scharfes Bild auf die Netzhaut werfen, daß sie also scharf gesehen werden. Die größte Entfernung, in der das möglich ist, heißt der Fernpunkt des Auges. Wird ein Gegenstand dem Auge näher und näher gerückt, so würde sein Bild weiter und weiter hinter die Netzhaut fallen, wenn es nicht im gleichen Maße durch die stärkere Krümmung der Linse nach vorn gerückt würde, sodaß es auf der Netzhaut verbleibt und scharf gesehen wird. Schließlich gibt es aber eine

Grenze, über die hinaus eine Annäherung an das Auge nicht stattfinden darf, ohne daß das Bild scharf und undeutlich erscheint. Das ist der Nahepunkt des Auges. Eine Vorrichtung zur Bestimmung des Fern- und Nahepunktes nennt man Optometer. Das einfachste Optometer beruht auf dem sog. Pater Scheiner'schen Versuch (1619). Stößt man in ein Kartenblatt mit einer starken Stecknadel zwei kleine Löcher, deren Entfernung von einander kleiner ist, als der gewöhnliche Pupillendurchmesser (etwa 3 mm), bringt hinter die Löcher das Auge, das möglichst stark akkommodiert, und hält vor ihnen die Stecknadel, so sieht man, so lange die Nadel dem Kartenblatt sehr nahe ist, zwei Nadeln. Entfernt man die Nadel weiter und weiter, so kommt ein Punkt, von dem ab die Nadel einfach erscheint, und dieser ist der Nahepunkt des Auges. Blickt man dann durch die Löcher in die Ferne, beseitigt also jede Akkommodation, so erscheinen die Nadeln wieder doppelt. Entfernt man sie nun wieder weiter und weiter, so kommt wiederum ein Punkt, an dem sie einfach erscheinen, das ist der Fernpunkt des Auges. Stellt in Fig. 114 die Linse die

Fig. 114.



Scheiner's Versuch.

brechenden Flächen des Auges, der von zwei Oeffnungen e und f durchbrochene Schirm s s das Kartenblatt vor, so gehen von dem leuchtenden Punkte a durch jedes der Löcher Strahlenbündel, die, vom Linsensystem gebrochen, sich in c vereinigen würden. Befindet sich hier die Netzhaut n n, so sieht sie einen einfachen und scharfen Bildpunkt. Befindet sich aber die Netzhaut vor oder hinter diesem Vereinigungspunkte, also in m m oder in l l, oder, was dasselbe ist, der Vereinigungspunkt hinter oder vor der Netzhaut, so entsteht von jedem Strahlenbündel ein Zerstreuungskreis und damit ein unscharfes Bild. Man kann also hierdurch bestimmen, ob Netzhaut und Bild zusammenfallen. Dies ist nicht mehr der Fall für Objekte diesseits des Nahepunktes, weil alle akkommodative Anstrengung der Linse nicht mehr ausreicht, die Strahlenbündel noch auf der Netzhaut zu vereinigen. Es ist ferner nicht mehr der Fall für Objekte jenseits des Fernpunktes, weil die brechende

Kraft des Auges im Ruhezustand eine gegebene ist. Durch die Bestimmung des Fernpunktes wird zugleich die brechende Kraft des Auges in der Ruhe, der statische Refraktionzustand des Auges bestimmt.

Das bequemste Verfahren, die statische Refraktion zu bestimmen, besteht in dem Lesen von Schriftproben, die bei einer bestimmten Größe in einer bestimmten Entfernung aufgestellt werden. Hierbei kann man gleichzeitig nach Donders die Sehschärfe (S. 608) bestimmen. Objektiv wird die statische Refraktion mit Hülfe der Ophthalmoskopie oder der Skiaskopie (Beobachtung des Schattens, den die Iris auf die Netzhaut entwirft) ermittelt.

Mit der Refraktion eines optischen Systems ist zugleich die Lage des hinteren Brennpunktes gegeben, d. h. des Punktes, in dem sich parallel, d. i. aus unendlicher Entfernung einfallende Strahlen vereinigen. Für das menschliche (akkommodationslose) Auge kann man hier drei Fälle unterscheiden: parallele Strahlen vereinigen sich in der Netzhaut, ein solches Auge wird als normal betrachtet und emmetropisch genannt; oder das Auge ist anomal, ametropisch, und parallele Strahlen vereinigen sich entweder vor oder hinter der Netzhaut, im ersteren Fall nennt man das Auge myopisch, im zweiten Fall hypermetropisch.

Emmetropie kann bei verschiedener Refraktion bestehen, wenn nur die Lage der Netzhaut, d. h. die Achsenlänge des Auges eine entsprechende ist. Bei der Ametropie ist dies Verhältnis zwischen Brechkraft und Achsenlänge infolge anormalen Verhaltens eines dieser Faktoren gestört. Man unterscheidet danach eine Krümmungsametropie, eine Indexametropie und eine Achsenametropie; letztere kommt am häufigsten vor.

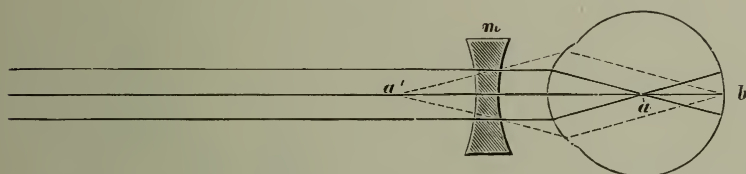
Beim Sehen in die Nähe kommt zu der statischen Refraktion noch die akkommodative Leistung der Linse hinzu. Diese Zunahme der Brechkraft durch die Akkommodation kann man sich ersetzt denken durch eine konvexe Linse, welche, vor das akkommodationslose Auge gebracht, von einem Objekt im Nahepunkt ein scharfes Bild gibt, oder mit anderen Worten, den vom Nahepunkt kommenden Strahlen eine solche Richtung gibt, als kämen sie vom Fernpunkt. Die Brennweite dieser Linse gibt die Akkommodationsbreite des Auges (Donders) an. Hiervon zu unterscheiden ist die Akkommodationslinie, d. i. die Länge der Strecke im Raume, von welcher das Auge deutliche Bilder erhalten kann. Die Akkommodationsbreite ist von der Art der statischen Refraktion durchaus unabhängig, sie kann bei Emmetropen groß und klein sein, ebenso wie bei Myopen und Hypermetropen; die Akkommodationslinie dagegen wird in ihrer Größe durch die verschiedenen Refraktionzustände begrenzt, weil ja schon die Lage des Fernpunktes dadurch bestimmt ist. Die Akkommodationsbreite ist beim Kinde am größten und nimmt mit dem Alter ab, sodaß der Bereich, innerhalb dessen das Auge von der Ferne für die Nähe eingestellt werden kann, sich vermindert.

Bei der Normalsichtigkeit, Emmetropie liegt, wie erwähnt, der Fernpunkt in der Unendlichkeit, der Nahepunkt 10—12 cm vor dem Auge. Je

jünger das Individuum, desto leistungsfähiger ist der Akkommodationsapparat, desto näher also kann der Nahepunkt an das Auge heranrücken, so beim emmetropen Kinde auf 15 bis 7 cm. Die Akkommodiationsbreite eines normalen Auges entspricht einer Linse von 8—10 Dioptrien. Die bequemste Entfernung für das Erkennen kleiner Gegenstände (der Nahepunkt gibt die überhaupt kleinste an) nennt man die Weite des deutlichen Sehens; sie beträgt für das normale Auge 20—25 cm.

Bei der Myopie (Hypometropie) oder Kurzsichtigkeit liegt der Fernpunkt in endlicher Entfernung; ebenso ist der Nahepunkt abnorm nahe an das Auge gerückt, so daß die Akkommodationslinie erheblich verringert und manch-

Fig. 115.



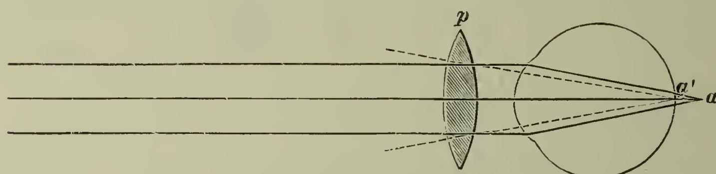
Korrektion der Kurzsichtigkeit.

mal von sehr geringer Ausdehnung ist. Da beim myopischen Auge (Fig. 115) der Brennpunkt der auf das Auge auffallenden Strahlen vor der Netzhaut in a liegt, so wird die Netzhaut von Zerstreuungskreisen getroffen, daher erscheinen die Bilder undeutlich. Meist rührt das daher, daß der Augapfel im Verhältnis zum Brechungsvermögen zu lang ist (Achsenametroprie [S. 594]). Diejenige Entfernung, aus der auftreffende Strahlen auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen, ist der Fernpunkt dieser Augen. Um diesen Fehler zu korrigieren, um also die parallel oder konvergent auf das Auge auffallenden Strahlen divergent zu machen, sò daß sie erst auf der Netzhaut sich vereinigen, bringt man vor ein solches Auge eine Brille mit Konkavgläsern (m). Diese, auch Zerstreuungslinsen genannt, haben die Eigenschaft, einfallende Strahlen zu zerstreuen, konvergente Strahlen weniger konvergent oder divergent zu machen. Man probt nun diejenige Konkavlinse aus, welche vermöge ihrer Krümmung geeignet ist, die Strahlen so divergent zu machen (die punktierten Linien der Fig. 115), daß sie genau auf der Netzhaut des betreffenden myopischen Auges (in b) zur Vereinigung gelangen. Die Theorie der Brillen hat Kepler (1604) entwickelt. Myopie findet sich im Kindesalter sehr selten; sie nimmt an Häufigkeit mit den Jahren, besonders bei Schulkindern, zu.

Bei der Hypermetropie oder Weitsichtigkeit gelangen parallel und auch divergent auffallende Strahlen im ruhenden Auge erst hinter der Netzhaut (Fig. 116, in a) zur Vereinigung, also selbst sehr entfernte Gegenstände geben auf der Netzhaut Zerstreuungskreise; man sagt deshalb wohl auch: der Fernpunkt hypermetropischer Augen liegt in überunendlicher Entfernung ($>\infty$). Häufig gelingt es Hypermetropen, entfernte Gegenstände, die im ruhenden Auge auf der Retina Zerstreuungskreise geben, durch akkommodative Anstrengung und dadurch erzielte Verstärkung der Brechung deutlich zu sehen. In der Nähe

sehen sie schlecht, weil nun die Akkommodation nicht mehr ausreicht, die Bildpunkte auf der Netzhaut zu erhalten; daher ist auch der Nahepunkt ziemlich weit, meist erheblich über 25 cm vom Auge entfernt. Dieser Fehler, der ebenfalls meist auf abnormer Kürze der Augen beruht (Achsenametropie [S. 594]), wird durch Konvexgläser korrigiert, indem parallel oder divergent auffallende Strahlen durch Konvexgläser stärker konvergent gemacht und bei geeigneter Krümmung des Konvexglases (Fig. 116, p) so stark gebrochen werden, daß die Bildpunkte auf der Netzhaut (in a) vereinigt werden. Bei Neugeborenen findet sich gewöhnlich eine leichte Hypermetropie, weil bei ihnen die Hornhautkrümmung etwas stärker ist (Krümmungsametropie) als bei Erwachsenen, doch geht sie bis etwa zum 10. Jahr etwas zurück. Ein geringer Grad bleibt beiden meisten Menschen während des ganzen Lebens bestehen. Die Hypermetropie stellt die häufigste Ametropie bei unzivilisierten Völkern dar.

Fig. 116.



Korrektion der Weitsichtigkeit.

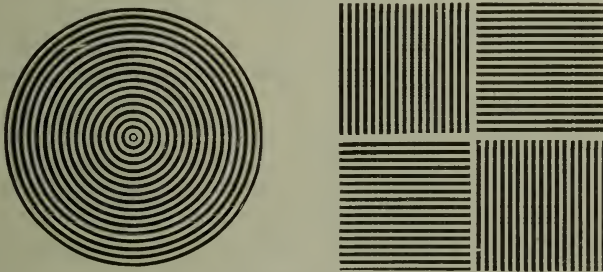
Vom 45. bis 50. Jahre an nimmt allmählich infolge Altersveränderungen, sei es in der Linse selbst oder im Brücke'schen Muskel, die Fähigkeit der Akkommodation ab; beim Nahesehen verdickt sich die Linse dann nicht mehr genügend, der Nahepunkt ist abgerückt vom Auge, und die Akkommodationsbreite hat abgenommen. Es muß daher durch Konvexgläser nachgeholfen werden; dieser Zustand wird als Altersehen oder Presbyopie bezeichnet. Uebrigens ist hierbei auch der Fernpunkt infolge der Zunahme des Brechungsvermögens der äußeren Linsenschichten hinausgerückt.

Die Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates. Das Auge ist für seinen Zweck, einen Punkt der Außenwelt (bei richtiger Einstellung) auf der Netzhaut punktförmig abzubilden, durchaus nicht vollkommen gebaut. Es zeigt gewisse Fehler, die ein Optiker, wenn er einen solchen Apparat zu bauen hätte, vermeiden könnte. Diese Fehler, die eine Zerstreuung des Lichtes, Aberration, bewirken, unterscheidet man in monochromatische, die bei Licht von gleicher Wellenlänge stattfinden, und chromatische, die von der ungleichen Brechbarkeit des Lichtes verschiedener Wellenlänge herrühren. Von den ersteren wurde schon oben die sphärische Aberration der Randstrahlen erwähnt; hier seien noch folgende wichtigere angeführt:

Astigmatismus. Der Einfachheit halber haben wir bisher das Auge im ganzen und seine einzelnen brechenden Flächen als Kugelschalen betrachtet; für solche sind bekanntlich die Krümmungen in horizontaler wie in vertikaler

Richtung gleich, alle Krümmungshalbmesser gleich groß. Nun trifft aber diese Betrachtung für die brechenden Flächen des Auges zumeist nicht ganz zu. Das Auge ist um seine Längsachse von vorn nach hinten nicht ganz gleich gebaut, vielmehr sind die Krümmungen der brechenden Flächen, insbesondere der Hornhaut, in der horizontalen und vertikalen Richtung, den sog. Hauptmeridianen, sehr oft nicht gleich; und zwar ist die Hornhaut meist im vertikalen Meridian am stärksten, im horizontalen am schwächsten gekrümmt. Daher erscheint ein System konzentrischer Kreise bei der Spiegelung auf der Hornhaut verzerrt (Placido's Keratoskop). Den hierdurch bedingten optischen Fehler der Augen bezeichnet man als Astigmatismus oder Unfähigkeit, die von einem Punkte (*στίγμα*) ausgehenden Strahlen auf einem Punkte der Netzhaut zu vereinigen. Bei dieser Ungleichheit der Krümmungen wird es selbstverständlich, daß Strahlen, die in einer vertikalen Ebene liegen, in einem solchen Auge einen anderen Vereinigungspunkt haben, als solche, die in einer horizontalen Ebene gelegen, das Auge treffen. Wenn ein Astigmatiker demnach auf horizontale schwarze Linien, wie in Fig. 117, sein Auge einstellt, erscheinen ihm in gleicher Entfernung befindliche vertikale Linien undeutlich und weniger schwarz oder grauschwarz und umgekehrt. Betrachtet ein solches Individuum konzentrische Kreise mit einem Auge, so erscheinen ihm niemals die ganzen Kreise deutlich, sondern scharf nur bald zwei horizontale Sektoren, bald zwei vertikale, niemals alle vier zugleich. In dieser Form kommt der Astigmatismus bei allen Individuen vor, aber gewöhnlich in so geringem Maße, daß er nicht stört. Meist ist bei jugendlichen Augen der vertikale Meridian der Hornhaut stärker gekrümmt als der horizontale, im Alter ist es umgekehrt. Bei stärkeren Graden des Astigmatismus bringt man eine Korrektur an durch ein Glas, das nur in einer Richtung gekrümmt ist, nämlich ein Zylinderglas (richtiger ein zylindrisch geschliffenes, plan-convexes Glas). Das Glas wird so vor das Auge

Fig. 117.



Zur Beobachtung des Astigmatismus des Menschenauges.

gesetzt, daß die Richtung der Glaskrümmung mit der Richtung der geringeren Krümmung am Auge zusammenfällt. Gegenüber diesem „regelmäßigem Astigmatismus" bezeichnet Donders als „unregelmäßigen" diejenige Abweichung, welche herrührt von der verschiedenen Krümmung der brechenden Fläche in einem und demselben Meridian, wie solche bis zu einem gewissen Grade an der Hornhaut statthat. Die Folge davon ist, daß jeder kleinste Abschnitt des unregelmäßig gestalteten brechenden Flächensegmentes unregelmäßige Lichterzeugung gibt; daher ein kleiner leuchtender Punkt, zumal wenn sein Abstand

vom Auge über dem Fernpunkt hinaus sich befindet, auf der Netzhaut ein strahliges sternförmiges Bild gibt. Hierin liegt auch der Grund dafür, daß wir die unendlich entfernten Fixsterne in strahlenförmiger Gestalt sehen. — Beim Kaninchen besteht nach Wolfskehl geringer, beim Kalbe und bei der Katze starker Astigmatismus. Außerdem haben nach Berlin alle größeren Säugetiere einen hochgradigen Linsenastigmatismus, der durch Unregelmäßigkeiten im inneren Bau der Linse bedingt ist und eine Verschiebung des Bildes in toto bewirkt. Beim Menschen dagegen findet sich der ablenkende Linsenastigmatismus nur höchst selten.

Die Aplanasie des Auges. Strahlen, die von einem leuchtenden Punkt ausgehen, „homozentrisches" Strahlenbündel, werden nach der Brechung durch ein Linsensystem nur dann wieder „homozentrisch", wenn der Einfallswinkel sehr klein ist. Bei einem größeren Strahlenbündel mit größerem Einfallswinkel werden die äußeren Strahlen stärker gebrochen als die zentralen, so daß statt eines Bildpunktes ein Zerstreuungskreis entsteht. Linsen, bei denen dieser Fehler dadurch, möglichst vermieden ist, daß sie am Rande weniger gekrümmt sind, als im Scheitel, nennt man „aplanatische". Auch im Auge herrscht nicht vollkommene, aber doch noch derartige Aplanasie, daß die Sehschärfe nicht beeinträchtigt wird. Begünstigt wird diese durch die als Blende wirkende Iris, die die Randstrahlen abblendet (S. 585).

Periskopie des Auges. Wie Strahlenbündel mit großem Einfallswinkel bei gerade auffallendem Licht verhalten sich auch kleine Strahlenbündel, wenn sie schräg auffallen. Für sie wird der Einfallswinkel durch die schräge Inzidenz so groß, daß die Vereinigung in einem Bildpunkt nicht mehr möglich ist. Denjenigen Winkelbereich, innerhalb dessen noch brauchbare Bilder erzeugt werden, nennt man die Periskopie eines optischen Systems. Für photographische Kameras hat man Objektive hergestellt (Weitwinkel), die die höchste Periskopie unter den künstlichen Linsen besitzen. Sie werden aber noch übertroffen durch das Auge, das in gewissen Meridianen noch Gegenstände, die über 90° von der optischen Achse abstehen, richtig darzustellen vermag. Dies beruht, wie Hermann nachgewiesen hat, auf der besonderen Art der Linsenschichtung.

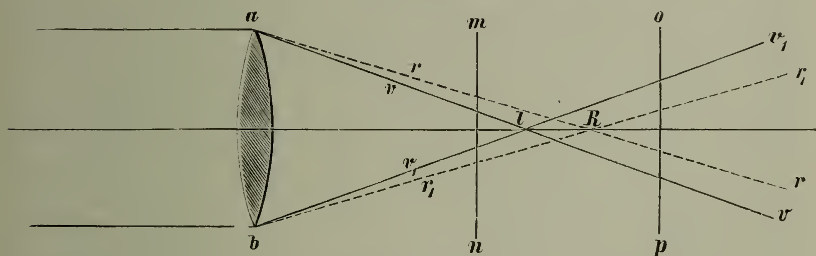
Die Zentrierung des Auges. Die Zentrierung der brechenden Flächen im Auge ist, wie schon erwähnt, nur eine annähernd vollkommene, d. h. die Krümmungsmittelpunkte dieser Flächen liegen nur angenähert auf derselben Graden. Im horizontalen Meridian ist dieser Fehler unbedeutend; etwas stärker tritt er im vertikalen Meridian hervor. Die Linse ist mit ihrer oberen Hälfte etwas nach vorn gegen die Hornhaut geneigt.

Hier sei auch noch hervorgehoben, was oben (S. 584) schon erwähnt wurde, daß die Gesichtslinie nicht mit der optischen Achse des Auges zusammenfällt. Die Fovea centralis liegt etwas nach außen und meist etwas nach unten von der Augenachse. Die in der Richtung der Gesichtslinie einfallenden Strahlen treffen also das Auge in schräger Richtung; ein homozentrisches Bündel gibt keinen Bildpunkt, sondern einen Zerstreuungskreis. Die Berechnung hat ergeben und die Erfahrung lehrt, daß der hierdurch bewirkte Fehler viel zu klein ist, um die Sehschärfe zu beeinträchtigen.

Chromatische Abweichung. Läßt man Sonnenlicht durch eine Linse (oder ein Prisma) gehen, so wird es von seiner Bahn abgelenkt, gebrochen, gleichzeitig aber auch in die einzelnen Farben zerlegt, aus denen das

scheinbar homogene Sonnenlicht zusammengesetzt ist, die sog. Spektralfarben, weil die violetten Strahlen am stärksten, die roten am schwächsten gebrochen werden (Newton, 1604). Fällt also (Fig. 118) ein Bündel weisses Licht parallel zur Achse auf eine Konvexlinse a b, so werden die violetten Strahlen v und v_1 in l, die roten r und r_1 in R vereinigt. Stellt man einen matten Schirm m n auf, so erhält man ein Bild mit violettem Zentrum und roten Farbensäumen und nahe bei R z. B. auf o p ein Bild mit rotem Zentrum und violetten Farbensäumen. Die mit der Brechung verbundene Farbenzerstreuung macht also, daß die Gegenstände durch Prismen oder Linsen undeutlich, mit farbigen Rändern erscheinen. Um diesen Fehler zu vermeiden, wählt man nach Euler (1707—83) zwei Glasarten, bei denen das Verhältnis der Brechung ein sehr verschiedenes ist von dem Verhältnis der Lichtzerstreuung; solche Glasarten sind das aus Kaliumsilikat bestehende Crownglas und das neben Kaliumsilikat noch Bleisilikat enthaltende Flintglas. Aus diesen Glasarten lassen sich Prismen und Linsen (Kombination einer bikonvexen Crownglas- mit einer konkav-konvexen Flintglaslinse) so zusammensetzen, daß die auf Kosten der Deutlichkeit erscheinenden farbigen Ränder ganz wegfallen und nur noch eine Brechung ohne Farbenzerstreuung stattfindet; sie heißen deshalb farbenlose oder achromatische Linsen. Nun zeigt unser Auge, in der Regel wenigstens, keine Bilder mit Farbensäumen. Dennoch ist das Auge keineswegs vollkommen achromatisch, aber die chromatische Abweichung ist so gering, daß uns für gewöhnlich die Farbensäume der Bilder nicht zur Wahrnehmung gelangen. Einmal ist die Dispersion der Augenmedien gering, sie ist nicht größer als die des destillierten Wassers, daher verschwinden die schwachen Farbensäume der Bildränder fast vollständig gegenüber dem starken weißen Lichteindruck, den das Bild in der Mitte zeigt, zweitens fallen, wenn wir uns in Fig. 118 das Auge durch die Linse vorgestellt und die Netzhaut mitten zwischen l und R gelegen denken, die farbigen Zerstreuungskreise zum Teil zusammen, sie decken sich auch an den Rändern, sodaß auch diese großenteils weiß erscheinen. Fallen von einem weißen Objekt Lichtstrahlen ins Auge, während dies auf einen weiter entfernten Gegenstand eingestellt ist, so daß sich gewissermaßen die Netzhaut näher bei l befindet, so sieht man ein weißes Feld mit einem schwach rotgelben Rand; bei Akkommodation auf einen zu nahen Gegenstand, wenn sich die Netzhaut näher bei R befindet, sieht man das weiße Feld mit einem blauen Saum. Wir sehen also farbige Säume, sobald wir von zwei gleichzeitig betrachteten leuchtenden

Fig. 118.



Chromatische Abweichung.

Gegenständen auf einen unser Auge einstellen. Ferner sehen wir farbige Säume, sobald wir eine Hälfte unserer Pupille verdecken, also z. B. durch einen Schirm die auf die obere Linsenhälfte fallenden Strahlen ablenken. Man erreicht dies einfach dadurch, daß man in ein Kartenblatt ein Loch von etwa 2 mm Durchmesser macht, es 15—18 cm weit vom Auge hält und durch dasselbe nach einem fernen Gegenstand hinschaut: es erscheinen dann die Ränder der Oeffnung farbig.

Schließlich sei noch erwähnt, daß auch die Augenmedien nicht vollkommen homogen sind; ja sogar größere Trübungen können vorkommen, die wir bei den entoptischen Erscheinungen (S. 624) besprechen werden.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß das Auge alle möglichen Fehler optischer Instrumente aufweist; doch halten sie sich unter normalen Verhältnissen innerhalb so kleiner Grenzen, daß seine Leistungsfähigkeit nicht erheblich beeinträchtigt wird. Ja, erwägt man seine Periskopie, worin es alle künstlichen Instrumente übertrifft, so kann man es praktisch als einen sehr vollkommenen Apparat bezeichnen.

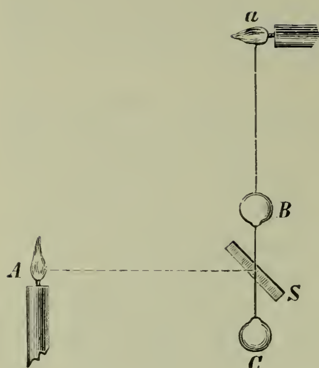
Augenleuchten und Augenspiegel. Warum erscheint die Pupille schwarz, obwohl doch soviel Licht ins Auge fällt? Man meinte, der hauptsächliche Grund läge darin, daß das Augeninnere die schon erwähnte Pigmentschicht der Chorioidea enthält, die mit großer Intensität das ins Auge fallende Licht absorbiert (S. 584). Nun gibt es aber eine Reihe menschlicher und tierischer Individuen, bei denen regelmäßig ein großer Teil des eingedrungenen Lichtes wieder reflektiert wird und durch die Pupille nach außen gelangt. (Der pigmentlosen Augen des Albinos ist bereits Erwähnung geschehen.) Solche Tiere zeigen die Erscheinung des sogenannten Augenleuchtens ohne Weiteres. Bei allen diesen Tieren, es sind dies sowohl Karnivoren (Hund, Katze) als Herbivoren (Wiederkäuer, Einhufer), insbesondere aber nächtliche Raubtiere (Katze, Fuchs, Hyäne), findet sich anstatt einer gleichförmigen schwarzen Fläche eine metallisch glänzende Membran, das sog. Tapetum, das teils grünlich, teils prachtvoll blau, teils goldig-gelblich schimmert. Mensch, Affe, Schwein, überhaupt Omnivoren haben kein Tapetum.

Das Tapetum liegt zwischen der eigentlichen Gefäßschicht und der Kapillarschicht der Chorioidea, nach Preusse stets über dem Eintritt des Sehnerven und hat eine dreieckige Form; die Größe desselben variiert bei den einzelnen Arten. Bei Einhufern und Wiederkäuern von bläulich-grüner bis azurblauer Farbe, besteht es aus einander durchkreuzenden und durchflechtenden feinen Bindegewebsfasern (tapetum fibrosum); die Farbenerscheinung beruht wohl auf Interferenz, analog den irisierenden Farben oder den Farben dünner Blättchen, und kommt wahrscheinlich durch eigentümliche Lagerungsverhältnisse der Bindegewebsfibrillen zu stande. Bei den Fleischfressern besteht das goldig-gelblich gefärbte Tapetum nach Brücke aus mehreren übereinander liegenden Schichten polygonaler kernhaltiger, bei auffallendem Licht blau, bei durchfallendem gelblich gefärbter Zellen (tapetum cellulosum), in denen sich eine feine Streifung findet, die ebenfalls Interferenz der Farben

erzeugt. Durch das Tapetum wird nach Brücke das Licht nach der Netzhaut wieder reflektiert, sodass sie von dem einfallenden Licht sowohl direkt als auch reflektiert getroffen wird, was für die nächtlichen Raubtiere von Bedeutung sein soll.

Brücke (1847) hat gezeigt, daß solche Augen nicht selbstleuchtend sind, sondern mittels des das Licht reflektierenden Tapetum im Augengrunde so viel von dem eingedrungenen Licht durch die Pupille wieder zurückwerfen, daß sie dem Beobachter leuchtend erscheinen. Bekanntlich ist ein Körper um so dunkler, je mehr er von den auf ihn fallenden Strahlen absorbiert (S. 577). Eine absolut schwarze Fläche, die alles Licht absorbiert, gibt es aber nicht, es muß demnach auch von der Chorioidea des Menschen immer noch ein Teil der sie treffenden Lichtstrahlen diffus reflektiert werden. Derjenige Teil nun, der zurückgeworfen wird, geht denselben Weg, den er gekommen, aus der Pupille wieder heraus nach dem leuchtenden Objektpunkt, d. i. der Lichtquelle, indem jeder reflektierte Strahl dieselben Brechungen in den Augenmedien rückwärts erleidet, die er bei seinem Eindringen von außen vorwärts erlitten hat; das Spiegelbild des Netzhautbildes fällt also in den Objektpunkt, „Gesetz der konjugierten Vereinigungspunkte“. Das Auge des Beobachters müßte, um die vom Augengrunde zurückgeworfenen und nun vom Netzhautbilde als leuchtendem Objekt ausgehenden und zu der Lichtquelle (als ihrem Ausgangspunkte) zurückkehrenden Lichtstrahlen aufzufangen, sich in die Richtung der letzteren, also zwischen Lichtquelle und beobachtetes Auge einschieben, und dadurch würde wiederum dem beobachteten Auge die Lichtquelle abgesperrt werden. Die Pupille erscheint also schwarz, einmal weil überhaupt nur sehr wenig Licht vom Augengrunde reflektiert wird, sodann weil von dieser winzigen Lichtmenge unter gewöhnlichen Umständen nichts in das Auge des Beobachters gelangen kann. Aus eben demselben Grunde kann man auch nicht durch die in der vorderen Wand der Camera obscura angebrachte Linse den Hintergrund der Camera sehen, selbst nicht, wenn man anstatt der matten Glasplatte einen weißen Schirm einfügt. Brücke verfuhr nun, um einen Teil der reflektierten Strahlen aufzufangen und das Auge erleuchtet zu sehen, wie folgt: Das beobachtende Auge sieht an einer Lichtflamme, deren direkte Strahlen durch einen Schirm vom Auge des Beobachters abgeblendet sind, vorbei nach dem beobachteten Auge, das für einen Gegenstand seitlich vom Beobachter, z. B. für dessen ausgestreckten Arm akkommodiert. Es befindet sich dann das beobachtete Auge innerhalb des Kegels der durch die Pupille des Beobachteten reflektierten Strahlen und sieht daher den Augengrund diffus erleuchtet. Helmholtz brachte die Lichtflamme (Fig. 119, A) seitlich vom Auge an und statt des Schirmes stellte er eine planparallele unbelegte Glasplatte S schräg, unter einem Winkel von 45° mit der Verbindungslinie des beobachteten und beobachtenden Auges, auf, so daß die auf die Platte fallenden Lichtstrahlen nach ihrer Reflexion ins beobachtete Auge

Fig. 119.

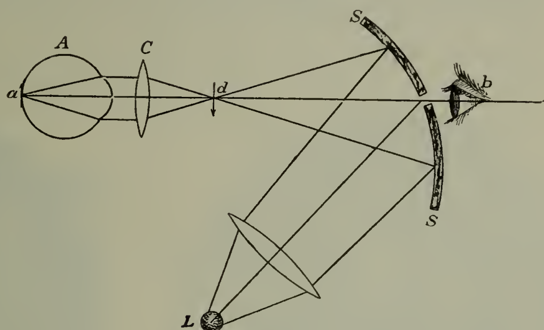


Leuchten der Augen.

C gelangten. Ein Teil dieser Lichtstrahlen, vom Auge zurückgeworfen, geht denselben Weg, den er gekommen, wird aber, zur Glasplatte S zurückgekehrt, teils nach seinem Ausgangspunkte reflektiert, teils geht er, in seiner Richtung nur ein wenig sich selbst parallel verschoben, durch S hindurch und gelangt so in das Auge B des Beobachters, der nun den beobachteten Augengrund diffus rötlich (wegen der Blutzirkulation in der Netzhaut) erleuchtet sieht. Durch diese Einrichtung war zugleich die Möglichkeit gegeben, nahe an das beobachtete Auge heranzurücken und durch die Pupille des beobachteten Auges die Einzelheiten des Bildes zu erkennen, gerade so, wie wenn man durch eine enge Oeffnung einen dahinter liegenden erleuchteten Raum genau betrachten will, man mit dem Auge dicht an die Oeffnung herangeht. Wenn hierbei das beobachtete und das beobachtende Auge emmetropisch und nicht akkommodiert sind, so treten die von einem Netzhautpunkt des beobachteten Auges ausgehenden Strahlen parallel aus und werden ohne weiteres auf der Netzhaut des Beobachters, als ihrem Brennpunkt, zu einem scharfen Bildpunkt vereinigt. Dabei wirken die brechenden Medien des beobachteten Auges auf das dahinter liegende Netzhautbild wie eine Lupe, d. h. eine Konvexlinse, innerhalb deren Brennweite das Objekt, hier die Netzhaut, sich befindet. Von einer Lupe erhält man ein vergrößertes aufrechtes virtuelles Bild des dahinter liegenden Objektes. So erhält auch der Beobachter ein vergrößertes aufrechtes virtuelles Bild von der beobachteten Netzhaut, das, da ja die Strahlen parallel auf das beobachtende Auge fallen, in der Unendlichkeit zu liegen scheint, für das also, um deutlich wahrgenommen zu werden, das Auge des Beobachters emmetropisch und nicht akkommodiert sein muß (Beobachtung im aufrechten Bild). Ist das beobachtete Auge ametropisch, so müssen Linsen zu Hülfe genommen werden, welche die Ametropie korrigieren, d. h. welche die austretenden Strahlen parallel machen; denn nur solche vereinigen sich für das beobachtende emmetropische akkommodationslose Auge auf der Netzhaut zu einem Bildpunkt (S. 594). Also muß bei einem myopischen beobachteten Auge, aus dem die Strahlen konvergent austreten, eine Zerstreuungslinse, bei einem hypermetropischen Auge, aus dem die Strahlen divergent austreten, eine Sammellinse vor das beobachtende Auge gebracht werden. Bei der Beobachtung im aufrechten Bilde sieht man aber, wie bei jeder Lupenbetrachtung, eben wegen der Vergrößerung nur einen kleinen Teil des Objektes. Will man ein größeres Feld der Retina auf einmal überblicken, so bringt man (Fig. 120), eine Sammellinse B von kurzer

Brennweite vor das beobachtete Auge A, die die austretenden Strahlenbündel schnell zur Konvergenz bringt, so daß der Beobachter C näher der Linse und innerhalb seiner deutlichen Sehweite ein umgekehrtes reelles Bild d erhält, das kleiner als das aufrechte Bild ist, aber die beobachtete Netzhaut immer noch vergrößert darstellt. (Beobachtung im umgekehrten Bilde). Eine solche Vorrichtung, mittels deren man den Augengrund deutlich sehen kann, d. h. eine Zusammenstellung eines Beleuchtungspiegels mit korrigierender Konvex- resp. Konkavlinse, nennt man einen Augenspiegel. Die Entdeckung des Augenspiegels durch Helmholtz (1851) hat eine neue Aera in der Augenheilkunde heraufgeführt.

Fig. 120.



Augenspiegel nach Ruete.

Bei der Beobachtung im aufrechten Bilde kann man zugleich den Refraktionzustand des beobachteten Auges objektiv unmittelbar bestimmen. Sind beide Augen auf den Fernpunkt eingestellt, so gibt diejenige Linse, welche notwendig ist, um ein deutliches Bild der Netzhaut des Beobachteten zu erzeugen, die Art und den Grad der Abweichung von der Emmetropie an. Ist auch das beobachtende Auge nicht emmetropisch (vollständige Emmetropie ist sehr selten, außerdem akkommodiert man unwillkürlich beim Blicken auf ein nahes Objekt etwas), so muß diese Abweichung in Rechnung gezogen werden. Natürlich läßt sich auch bei der Beobachtung im umgekehrten Bild die Refraktionsanomalie des beobachteten Auges objektiv ermitteln.

Statt der von Helmholtz vorgeschlagenen planparallelen Glasplatte benutzt man nach dem Vorgange von Ruete einen kreisrunden belegten Hohlspiegel von etwa 20 cm Brennweite, der eine kleine zentrale Oeffnung (von etwa 3 mm Weite) hat, durch die der Beobachter (wie Fig. 120 b) hindurchsieht und so die vom beobachteten Augengrunde a reflektierten Strahlen in sein Auge geworfen erhält, die er durch die Konvexlinse b zu einem scharfen, umgekehrten, reellen Bilde d vereinigt, dessen Helligkeit nahezu viermal so groß ist, als beim Helmholtz'schen Spiegel.

Mittelst des Augenspiegels erkennt man im Augengrunde des Menschen (Fig. 121) eine rote Scheibe, die Netzhaut, und auf ihr eine rundliche weiße Stelle, die Sehnervenpapille a, den Eintritt des Sehnerven in die Netzhaut. Aus der Papille sieht man Gefäße heraustreten, die sich in eine Reihe von Aesten c teilen und über die Netzhaut zu einem Gefäßbaum verbreiten, und zwar sieht man neben je einem schmalen, hellrotes Blut führenden

Arterienast c einen breiteren dunkler rot gefärbten Venenast d hinziehen. Dann erkennt man einen kleinen dunkleren gelben Fleck, Macula lutea m mit der Fovea centralis; t entspricht der temporalen (äußeren), n der nasalen (inneren) Seite.

Aehnlich wie beim Menschen verhält es sich hinsichtlich der Netzhautgefäße bei der Mehrzahl der Säugetiere, während andere mehr oder weniger abweichen. So besitzt der Hase nur in der Gegend der Ausstrahlung dunkelrandiger Nerven Blutgefäße. Beim Kaninchen und Meerschweinchen sind nach

Fig. 121.

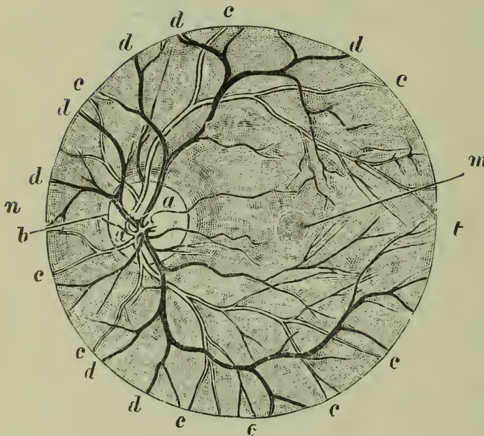
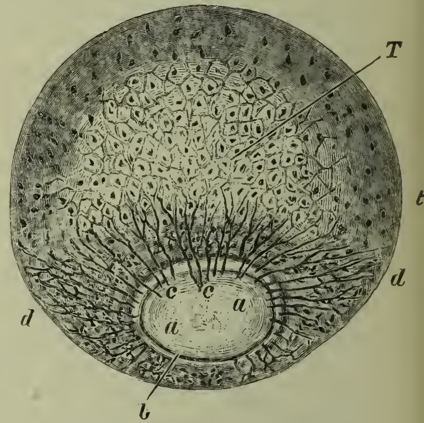


Fig. 122.



Augenspiegelbild beim

Mensch. Pferd.

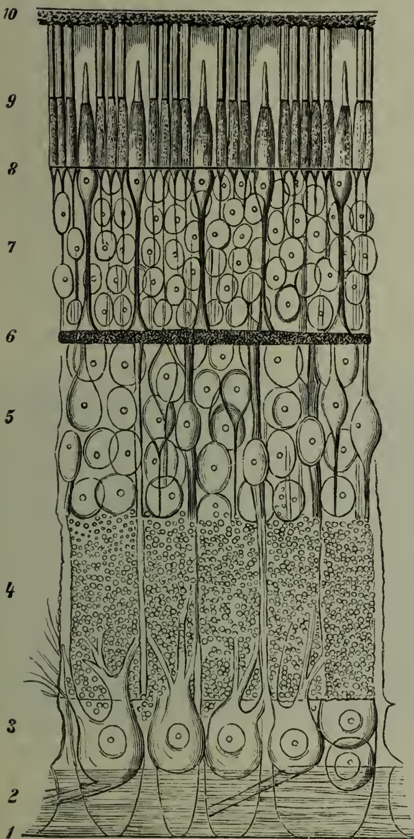
J. Hirschberg die Retinalgefäße sparsam und ziehen nach beiden Seiten nur eine Strecke weit in die Netzhaut hinein. Beim Pferde (Fig. 122) ist sogar der weitaus größte Teil der Netzhaut ohne sichtbare Gefäße, indem nur die Umgebung der Pap. n. opt. a auf einer Breite von 3—6 mm deren enthält; c sind wieder die Arterien-, d die Venenästchen, t die temporale, n die nasale Seite der Netzhaut, T das (durchscheinende) Tapetum. In Fig. 121 und 122 bedeutet b den Chorioidalring, der die Papille umsäumt.

Gesichtsempfindungen.

Bau der Netzhaut. Nach Durchbohrung der Sklera und Chorioidea breiten sich die Faserbündel des Sehnerven (dessen Faserzahl beim Menschen nach Salzer auf etwa 1 Million zu veranschlagen ist) nach allen Seiten aus und zwar von der inneren, nach dem Glaskörper zu gelegenen Netzhautfläche nach aussen, d. h. nach der Chorioidea zu. Die Netzhaut besteht aus einem bindegewebigen Stroma; nur wo der Sehnerv die Schichten der Netzhaut durchbohrt, an dessen Eintrittstelle, fehlt das Stroma; hier quellen die Nervenfasern gleichsam hervor und bilden die Papilla n. optici. Die Retina selbst (Fig. 123) besteht, wenn man von ihrer Grenzmembran gegen den Glaskörper (Membrana limitans int., 1) absieht, aus 9 verschiedenen Schichten und zwar von innen

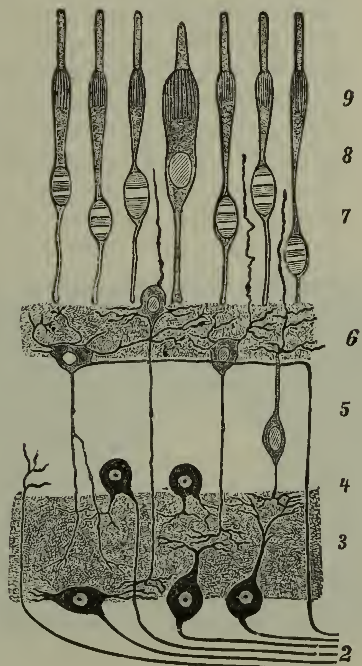
nach aussen die Nervenfaserschicht (2), die Ganglienschicht (3), innere granulierte oder retikuläre Schicht (4), innere Körnerschicht (5), äussere granulierte oder retikuläre Schicht (6), äussere Körnerschicht (7), äussere Grenzschicht (8), Stäbchen- und Zapfenschicht (9), Pigmentepithelschicht (10). Die die ganze Netzhaut durchsetzenden radialen Fasern, die sog. Müller'schen Fasern, bilden ein maschiges Netz stützender Bindesubstanz, in dessen bald dichteren, bald gröberen Lücken die nervösen Elemente eingelagert sind; ihre breite Basis bildet die Limitans int. Die eigentlichen nervösen Elemente kann man nach Ramon y Cajal in drei hintereinander liegende Neuronen unterscheiden, die nur durch Kontakt in Verbindung stehen. Die nackten Achsencylinder der Sehnervenfasern (Schicht 2) ziehen der Fläche parallel; die

Fig. 123.



Bau der Retina nach M. Schultze.

Fig. 124.



Nervöse und epitheliale Elemente der Netzhaut (nach Golgi).

Dichte dieser Schicht nimmt von der Sehnervenpapille, wo sie am stärksten ist, bis zu ihrer peripherischen gezackten Grenzlinie gegen die Ciliarfalten der Chorioidea, der Ora serrata, stetig ab. Die Achsenzylinder sind zum grössten Teil die Neuraxone der multipolaren Ganglienzellen in der Ganglienzellen-

Schicht (3); zum anderen Teil sind die Achsenzylinder Fortsätze von Ganglienzellen des Gehirnes, zentrifugale Fasern, welche in der inneren Körnerschicht frei verästelt enden. Die Ganglienzellen liegen am dichtesten im gelben Fleck und zwar hier zu 8—10 Zellen in der Dicke über einander. Von da ab nimmt die Dicke schnell ab, so dass in einiger Entfernung davon die Zellen nur noch in einfacher Schicht, aber dicht gedrängt liegen; noch weiter gegen die Ora serrata findet man nur vereinzelte, durch mehr oder weniger grosse Zwischenräume getrennte Zellen. Die Ganglienzellen (Fig. 124, 3) entsenden ausser dem (ungeteilten) Nervenfortsatz zentralwärts zur Nervenfaserschicht (2) einen oder mehrere in Endbäumchen sich auflösende Protoplasmafortsätze gegen die innere retikuläre Schicht (4); dort bilden die Endbäumchen feine Flechtwerke, die mit Fortsätzen anderer Ganglienzellen einen dichten Nervenfilz herstellen. In der inneren Körnerschicht (5) liegen die Zellkörper des zweiten Neurons; es sind kleine bipolare Ganglienzellen (Ganglion retinae), deren zentraler (zellulifugaler) Fortsatz sich in den Nervenfilz der Schicht 4 auflöst, während der peripherische (zellulipetale) Fortsatz zwischen die Sehzellen in die Höhe steigt, um nahe der äusseren Grenzschicht (8) mit einer kleinen Verdickung zu endigen. In der äusseren retikulären Schicht (6) finden sich die sog. subepithelialen Ganglienzellen, die hinsichtlich ihrer Endverästelung mit den bipolaren Zellen übereinstimmen und sich von ihnen nur durch ihre gedrungene Gestalt unterscheiden (dislozierte Zellen des Ganglion retinae). Die längeren Stäbchen- und die kürzeren Zapfenzellen (in den Figuren ist zwischen je 3—5 Stäbchen ein Zapfen gelegen), die eigentlichen Sehzellen bilden den dritten Neuron. Sie sind dadurch charakterisiert, dass ihr Kern in der unteren Hälfte der Zelle gelegen ist, während der obere kernlose Abschnitt durch eine durchlöcherte Membran (die sog. äussere Grenzschicht, 8) vom unteren Teile scharf abgegrenzt wird. Die innere, aus den kernhaltigen Teilen der Sehzellen bestehende Schicht ist als äussere Körnerschicht (7), die äussere kernlose Abteilung als Stäbchen- und Zapfenschicht (9) bekannt. Die Stäbchen sind langgestreckte Zylinder, welche aus einem homogenen Aussenglied, dem ausschliesslichen Sitz des Sehpurpurs, und einem feinkörnigen Innenglied bestehen. Die Zapfen zeigen ebenfalls ein Aussen- und ein Innenglied. Das erstere ist kürzer als bei den Stäbchen und konisch geformt; das letztere ist bauchig aufgetrieben. Im gelben Fleck sind nur Zapfen vorhanden, in der Nähe desselben ist jeder Zapfen von einem einfachen Kranz von Stäbchen umgeben. Gegen die Ora serrata hin werden die Zapfen immer seltener und fehlen zuletzt fast ganz. Die Anhäufung und Verteilung der Zapfen geht der Dichte der Ganglienzellenschicht durchaus parallel; in der Gegend der Ora serrata, wo fast nur Stäbchen sind, findet sich nicht einmal mehr eine zusammenhängende Schicht von Ganglienzellen. Mit den Außengliedern der Stäbchen- und Zapfenzellen im engsten Zusammenhang steht das Mosaik platter, sechseckiger Pigmentzellen (Pigmentepithel der Netzhaut, 10), welche (in der Figur nicht dargestellte) pigmentierte Fortsätze zwischen die Außenglieder der Stäbchen- und Zapfenzellen einsenken. Gefäße, welche von den aus der meist etwas trichterförmigen Mitte der Sehnervenpapille eintretenden Vasa centralia retinae stammen, liegen nur im inneren Teile der Netzhaut, etwa bis zur äußeren retikulären Schicht (6), hauptsächlich in der Ganglienzellenschicht (3). Von da ab bis zum Pigmentepithel (10) ist die Netzhaut gefäßlos. Die Schichten

2 bis 6 faßt man als „Gehirnschicht“, die Schichten 7 bis 10 als „Sinnes- oder Neuroepithelschicht“ zusammen.

Erregbare Elemente der Netzhaut. Es läßt sich aufs strengste beweisen, daß die durch Licht erregbaren oder lichtempfindlichen Elemente nur in den äußeren Schichten der Netzhaut, in der Schicht der Stäbchen- und Zapfensehzellen gelegen sind. Die Eintrittstelle des Sehnerven in die Netzhaut enthält außer Nervenfasern keine anderen nervösen Elemente, weder Ganglienzellen noch Stäbchen- oder Zapfensehzellen. Läßt man auf sie allein Licht fallen, so entsteht keine Lichtempfindung: Mariotte's blinder Fleck (1668). Zeichnet man (Fig. 125) links ein Kreuz und rechts einen Kreis in etwa 7 cm Abstand von einander und fixiert nun bei geschlossenem linken Auge das Kreuz mit dem rechten Auge, so wird, wenn man sich mit dem Auge langsam etwa auf 25—30 cm nähert, der Kreis unsichtbar. Ebenso wird umgekehrt das Kreuz unsichtbar, wenn man mit dem linken Auge den Kreis fixiert. Daß wir uns des blinden Flecks für gewöhnlich nicht bewußt werden, hat darin seinen Grund, daß die Eintrittstellen des Sehnerven in beiden Augen nicht kongruent gelegen sind. In jedem Auge liegt der Sehnerveneintritt nasalwärts von der Augenachse (vergl. Fig. 120, S. 604), somit korrespondiert der blinde Fleck in dem einen Auge mit einer sehenden Stelle im anderen Auge.

Fig. 125.



Blinder Fleck.

Ferner spricht für die alleinige Erregbarkeit der Stäbchen- und Zapfensehzellen das Sichtbarwerden der Purkinje'schen Aderfigur (1819).

Führt man in einem dunklen Zimmer eine brennende Kerze im Kreise um das Auge, so sieht man in dem schwärzlichen Schimmer, der vor den geradeaus blickenden Augen schwebt, eine Figur auftauchen (dunkel auf hellem Grunde), welche die größte Aehnlichkeit mit der Figur des Gefässbaums der Netzhaut hat, indem sich von der Mitte aus ein Gefäßbaum über die Fläche

verbreitet. Die Deutung dieser Figur als Schattenfigur und ihre Zugehörigkeit zu den „entoptischen Erscheinungen“ (S. 624) d. h. zu den Gesichtsempfindungen, welche nicht auf leuchtende Objekte der Außenwelt, sondern auf Beschattung der Netzhaut durch Gegenstände des Augenbinnenraums zurückzuführen sind, hat H. Mueller (1855) überzeugend dargetan. Bei Bewegungen der Flamme bewegen sich auch die Schatten der Gefäße im Gesichtsfelde. Nun liegen die Blutgefäße der Retina in der Ganglienzellenschicht (Fig. 123 und 124, 3), also vor der Stäbchen- und Zapfenschicht. Wird bei sonst sehr dunklem Gesichtsfelde ein Punkt der Netzhaut stark beleuchtet, so wird dieser erleuchtete Punkt eine Lichtquelle, die nach allen Seiten hin Strahlen aussendet. Liegt ein Gefäß in der Richtung dieser Strahlen, so werden letztere abgefangen, und hinter dem Gefäss entsteht ein Kernschatten. Dieser auf die hinter der Gefäßschicht liegenden lichtperzipierenden Elemente geworfene Schatten ist es nun, der uns zur Wahrnehmung kommt, indem wir uns der beschatteten, also nicht erregten und deshalb schwarz erscheinenden Netzhautteile bewußt werden, welche, der Figur des Gefäßbaumes entsprechend, zwischen den Netzhautteilen liegen, die durch das von der erleuchteten Netzhautstelle reflektierte Licht erregt werden. Aus der von ihm beobachteten Größe der Verschiebung dieser Schattenfigur bei gleichfalls gemessener Verschiebung der Lichtquelle hat H. Mueller berechnet, dass die erregbare Schicht der Netzhaut etwa 0·2 bis 0·3 mm hinter der gefäßführenden Schicht liegen müsse. Es liegt nun die Stäbchen- und Zapfenschicht in der Tat etwa $^1/_4$ mm hinter der die Gefäße führenden Ganglienschicht. Auch dies spricht dafür, daß die Stäbchen- und Zapfenzellen die lichtperzipierenden Elemente sind. Der Schatten ist regelmäßig vorhanden und bleibt gewöhnlich bei von vorn einfallendem Licht an derselben Stelle; wir werden uns deshalb seiner nicht bewußt. Das tritt erst ein, wenn er infolge einer langsamen gleichförmigen Bewegung der Lichtquelle eine regelmäßige Bewegung zeigt, oder wenn er, wie bei starker Beleuchtung eines Punktes der Sklera, auf ungewöhnliche Stellen fällt, oder wenn er morgens beim Erwachen zum ersten Mal auf die ausgeruhte Netzhaut fällt (Hermann).

Die Annahme, daß die Zapfen- und Stäbchenzellen die lichtempfindlichen Elemente sind, findet ferner eine gewichtige Stütze in der Tatsache, daß die Gegend des gelben Flecks, in der die Zapfen dichtgedrängt stehen, die Stelle des deutlichsten Sehens ist; wir kommen hierauf noch zurück.

Endlich sprechen dafür noch die bezüglich der Sehschärfe oder des Unterscheidungsvermögens der Netzhaut gemachten Erfahrungen. Sind die perzipierenden Elemente, die Zapfensehzellen, nach Art einer Mosaik angeordnet, sodaß der Erregung einer jeden dieser Zellen eine bestimmte Einzelempfindung entspricht, so muß der kleinste Abstand, in dem zwei parallele Linien oder zwei Punkte noch als getrennt erkannt werden sollen, derjenige sein, bei welchem ihre Bildpunkte eben noch auf zwei benachbarte Zapfen fallen. Ist der Abstand der Objektpunkte kleiner, sodaß ihre Bildpunkte auf einen und denselben Zapfen fallen, so können sie nicht mehr als gesondert unterschieden werden. Nach vorliegenden Versuchen sollen 50″ (Bogensekunden) der kleinste Winkel

sein, unter dem man noch zwei parallele Linien als von einander getrennt erkennen kann. Zwei Objektpunkte aber, deren Richtungstrahlen einen Winkel von 50″ mit einander bilden, geben auf der Netzhaut Bildpunkte von 0·0037 mm Abstand. Andererseits beträgt der Durchmesser eines Zapfens in der Gegend des gelben Flecks, wo die Zapfen dichtgedrängt (S. 557), zu 13 500 auf ein qmm, stehen, nach neueren Bestimmungen von Salzer und Cl. du Bois-Reymond 0·002—0·003 mm. Also stimmt auch diese Erfahrung sehr wohl zu der Annahme, daß jede Zapfenzelle bei ihrer Erregung eine besondere, von jeder anderen unterscheidbare Lichtempfindung vermitteln kann.

Zur Bestimmung der Sehschärfe benutzen die Augenärzte Schriftproben, welche aus Buchstaben von verschiedener Größe bestehen, die man aus größerer Entfernung betrachten läßt. Als Einheit der Sehschärfe hat man (rein willkürlich, diejenige angenommen, bei der solche Buchstaben erkannt werden, deren Höhe unter einem Sehwinkel (der Winkel, den die von den äußersten Objektpunkten durch den Knotenpunkt des Auges gezogenen Richtungstrahlen miteinander bilden, S. 584) von 5′ (Bogenminuten) erscheint. Als Maß der Sehschärfe dient dann der Quotient $S = \frac{d}{D}$, wobei d der Abstand (Distanz) ist, bei dem das geprüfte Auge die betreffende Schrift noch lesen kann, und D der Abstand, bei dem ihre Buchstabenhöhe eben unter einem Winkel von 5′ erscheint, also bei normaler Sehschärfe gesehen werden sollte. Die Sehschärfe ist beim 10jährigen Kinde größer als beim 30—40jährigen Menschen und nimmt mit dem Alter stetig ab.

Da die Sehschärfe ihr anatomisches und physiologisches Substrat in den Zapfen hat und letztere in dem Maße an Zahl abnehmen, als man sich vom gelben Fleck nach der Netzhautperipherie entfernt, muß die Sehschärfe der peripherischen Netzhautpartien erheblich geringer sein, als die des gelben Flecks. Da beim deutlichen und scharfen Sehen die Bilder der Objekte stets auf den gelben Fleck fallen, wie wir sehen werden (S. 628), lässt sich die Sehschärfe an dieser Stelle direkt vergleichen.

Veränderungen der Netzhaut unter der Einwirkung des Lichtes. Nachdem gelegentlich H. Müller (1851) zuerst beobachtet hatte, daß die Stäbchen der Froschretina unter Umständen rot aussehen, machte Fr. Boll (1876) die folgenreiche Entdeckung, daß die Netzhaut während des Lebens im Dunkeln purpurrot gefärbt ist, und daß diese Farbe unter dem Einfluß des Lichtes vergeht. Kühne hat dann gefunden, daß die Netzhaut ihre purpurrote Farbe auch noch im ausgeschnittenen, ja selbst im faulenden und eintrocknenden Auge bewahrt, wenn man nur das Tageslicht von ihr fernhält. Unter dem Einfluß des Lichtes bleicht die Netzhaut schnell, wird erst chamois und geht dann (nach Abelsdorff und Köttgen) ohne weiteres in reine Farblosigkeit über. Dieser rote Farbstoff, Sehrot oder richtiger Sehpurpur genannt, kommt vor in allen stäbchenführenden Netzhäuten der Wirbeltiere, von den Fischen, ausgenommen den Lanzettfisch (Amphioxus lanceolatus), aufwärts bis zum Menschen; ebenso auch bei unmittelbar

dem Uterus entnommenen Föten und in besonders großer Menge bei den lichtscheuen Eulen. Immer sind jedoch nur die Außenglieder der Stäbchen rot gefärbt, niemals die der Zapfen. Dieser Sehpurpur wird durch das Licht zersetzt und zwar erweist sich das gelbgrüne Licht als das wirksamste, dann folgt Grün, Blau, Gelb, Violett, Utraviolett, Orange, schließlich Rot. Damit ist der Nachweiß einer photochemischen Wirkung in der Netzhaut geliefert; in welcher Beziehung aber diese zum eigentlichen Sehakt steht, ist völlig ungewiß. Die Bleichung des Sehpurpur erfolgt nur an den vom Licht getroffenen Stellen. Bei stark ungleicher Bleichung werden daher auf der Netzhaut, wie auf einer photographischen Platte, von den hellleuchtenden Objekten scharfe blasse Zeichnungen in der roten Fläche entworfen. Kühne ist es auch geglückt, den Nachweis solcher substanziellen Bildchen auf der Netzhaut, „Optogramme", zu erbringen. In den Augen von Kaninchen und Fröschen, die er längere Zeit vor Licht geschützt und dann kurze Zeit einem kontrastreich belichteten Objekt (Fenster mit Fensterkreuz) gegenübergestellt hatte, gelang es ihm, diese Optogramme durch Erhärten des schnell ausgeschnittenen Auges in Alaunlösung zu fixieren; man sieht dann auf der Netzhaut die Scheiben hell, das Fensterkreuz wie die übrige Netzhaut rot. Allein die beim Sehen gebleichten Stäbchen sind des Purpurs nur für kurze Zeit beraubt; sie nehmen nach genügendem Dunkelaufenthalt wieder maximale Färbung an. Es gibt also regenerative, das Sehroth wiederherstellende Vorgänge, und diese sind nicht bloß auf das unversehrte lebende Auge beschränkt, sondern spielen sich auch am „überlebenden", enukleïerten Auge, ja selbst an der isolierten Netzhaut ab, sofern ihr nur das Pigmentepithel noch anhaftet. Zieht man nämlich die Netzhaut des Frosches von der Chorioidea ab, so bleibt an letzterer meist das Pigmentepithel zurück; ist unter der Einwirkung von einfallendem Licht die Netzhaut abgeblaßt und legt man sie nun auf die Chorioidea zurück, so stellt sich das Sehrot wieder her; zieht man sie wieder ab, so kann man das Sehrot wieder bleichen u. s. f. Es ist also der Zusammenhang der Retina mit dem Pigmentepithel, wodurch im Leben der stete Wiederersatz des gebleichten Sehrots bedingt wird. Das Pigment selbst kann nach Kühne nicht beteiligt sein, da Regeneration auch im albinotischen Auge und am Tapetum erfolgt. Wie bereits erwähnt (S. 606), ist die Retina von der äußeren reticulären Schicht ab gefäßlos, während dagegen das Retinalepithel im engsten Zusammenhange mit der an Gefäßen so reichen Chorioidea steht. Vermutlich ist die durch die rege Blutzirkulation ermöglichte reichliche Stoffzufuhr zum Retinalepithel für das Regenerationsvermögen von Bedeutung, daher beim Warmblüter auch mit dem Erlöschen der Zirkulation die Regeneration des Sehrots sistiert. Da die Zapfen den roten Farbstoff nicht führen, er also in der Fovea centralis, der Stelle des schärfsten Sehens nicht vorkommt, so kann dieser jedenfalls das Sehen nicht bedingen; vielleicht ist er aber mittelbar von Einfluß darauf. Möglicherweise

gibt es noch andere farblose oder rapid sich verändernde Farbstoffe, die sich bisher der Darstellung entziehen.

Eine zweite Veränderung, die unter der Einwirkung des Lichtes an der Netzhaut zu beobachten ist, stellt die beim Frosch von van Genderen Stort (1883) zuerst entdeckte und von Engelmann genauer untersuchte Verkürzung der Innenglieder der Zapfenzellen (Fig. 123, 124; S. 605, die dunkel punktierten Kegel der Schicht 9) dar, die sich im Dunkeln wieder verlängern. Am stärksten wirksam erweist sich das kurzwellige Ende des Spektrums. Die Wirkung ist stets doppelseitig, auch wenn nur ein Auge belichtet wird; nach Zerstörung des Gehirns bleibt der Erfolg einseitig beschränkt. Somit müssen im Sehnerven neben den die Lichterregung zentripetal leitenden Fasern auch zentrifugal leitende, bewegende (retinomotorische) sein. Eine andere Bewegungserscheinung ist von Boll und Angelucci an den Pigmentepithelzellen (Schicht 10, Fig. 123) entdeckt worden. Diese senden bei Belichtung Fortsätze zwischen die Stäbchen und umgeben ihre Außenglieder mit einer dunklen Hülle. Bei starker Lichtwirkung kann alles Pigment in die Fortsätze wandern; am wirksamsten erweist sich auch hier das kurzwellige Ende des Spektrums. Auch hier bewirkt Lichteinfall in ein Auge Wanderung des Pigments in beiden Augen. Dies und die von Engelmann festgestellte Tatsache, daß vom Sehnerven aus auch ohne Belichtung der Netzhaut Pigmentveränderung zu stande kommt, sprechen noch weiter für die Anwesenheit zentrifugaler (retinomotorischer) Elemente in der Netzhaut.

Eine dritte Veränderung, die die Netzhaut auf Belichtung erfährt, erfährt, zeigt sich in ihrem elektromotorischen Verhalten.

Der im Dunkeln passend abgeleitete Bulbus oder auch die isolierte Netzhaut zeigen einen Ruhestrom (du Bois-Reymond 1849), deren elektromotorische Kraft nach Himstedt und Nagel 0·017—0·056 Volt beträgt. Wie Holmgren, Kühne und Steiner u. A. gefunden haben, tritt beim Froschauge bei Belichtung nach einer gewissen Latenz eine Schwankung ein und zwar zuerst eine kurzdauernde positive (d. h. Zunahme des Ruhestromes), dann eine länger dauernde negative Schwankung (Abnahme des Ruhestromes) event. bis zur Umkehr der Richtung desselben. Beim Uebergang zur Dunkelheit erfolgt wieder eine Zunahme der Ablenkung (positiver Ausschlag), worauf allmählich Rückgang zur Ruhelage eintritt. Bei Säugern, Vögeln und Reptilien erfolgt im allgemeinen auf Belichtung eine negative, auf Verdunkelung eine positive Schwankung. Von den Strahlen des Spektrums erweisen sich beim Froschauge nach Himstedt und Nagel bei Helladaptation (S. 613) die gelben, bei Dunkeladaptation die grünen Strahlen am wirksamsten. Auch ganz kurze (instantane) Reize lösen schon Reaktion aus.

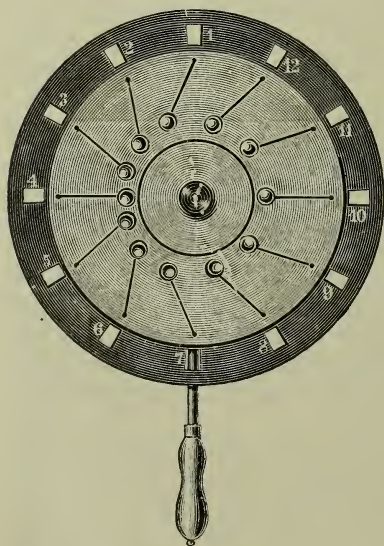
Zeitlicher Verlauf der Netzhauterregung. Wie bei jeder Nervenerregung (S. 427) verstreicht zunächst eine gewisse Zeit von dem Augenblick, wo der Reiz zu wirken anfängt, bis zu dem, wo ein genügender Erregungsgrad erreicht wird; auch kommen die Nervenmoleküle, einmal in Bewegung gesetzt, nicht momentan zur

Ruhe, wenn der Reiz aufhört. Jenes, gewissermaßen das Stadium der latenten Netzhautreizung, bezeichnet man nach A. Fick als „Anklingen“, die Nachwirkung der Reizung als „Abklingen der Lichtempfindung“. Auf ersterem beruht, daß kurze Einwirkungen nicht die volle Erregung zu stande bringen; daher können schwache Erregungen von langer Dauer dieselbe Helligkeitsempfindung hervorrufen, wie starke von kurzer Dauer.

Auf dem Abklingen beruhen die sog. Nachbilder. Fixiert man ein helles Objekt eine Zeit lang und schließt dann die Augen plötzlich, so dauert die Erregung in den gereizten Netzhautelementen noch an, und man hat so Lichtempfindungen, deren nach außen projizierte scheinbare Ursache das „positive Nachbild“ des hellen Objektes heißt. Häufig hat man nach einem positiven Nachbilde noch ein anderes, in welchem alle vorher hellen Stellen nunmehr dunkel erscheinen und umgekehrt, „negatives Nachbild“ oder „successiver Kontrast“. Die Entstehung desselben ist darauf zurückzuführen, daß die zuerst gereizten Stellen, welche die Empfindung des Hell vermittelt haben, infolge der langen Lichteinwirkung allmählich ermüden, daher entsprechend den vorher hellen Stellen nunmehr dunkle im Gesichtsfelde auftreten.

Auf dem Abklingen der Lichtempfindung beruht auch die Erscheinung, daß diskontinuierliche intermittierende Erregungen der Netzhaut, wenn sie nur mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen (zwischen je zweien darf nur $^1/_{25}$ Sekunde verfließen), sich zu einer gemeinsamen Empfindung summieren und den Eindruck einer kontinuierlichen Erregung machen; so erscheint eine glühende Kohle, wenn sie schnell im Kreise herumgedreht wird, als feuriger Kreis. Bei hinreichender Intensität des Lichteindrucks bedarf es nur einer außerordentlich kurzen Einwirkungsdauer, um eine Gesichtsempfindung zu erhalten; so sehen wir den elektrischen Entladungsfunken, obwohl dessen Dauer nach Wheatstone nur ein Millionstel einer Sekunde beträgt.

Fig. 126.



Stroboskopische Scheibe.

Auf den trägen Verlauf der Netzhauterregung infolge des allmählichen Anklingens und Abklingens beruht es, daß wir schnelle Vorgänge in ihren Einzelheiten nicht aufzufassen vermögen. Daher erscheinen uns Momentaufnahmen eines springenden Pferdes oder eines fliegenden Vogels fremdartig. Insbesondere spielen die Nachbilder

beim Sehen eine sehr große Rolle, obwohl wir uns ihrer für gewöhnlich kaum bewußt werden. Bieten sie sich uns räumlich und zeitlich und in einer gewissen Reihenfolge, so ergänzen sie einander in sehr eigentümlicher Weise, worauf das Thaumatrop von Paris, das Phänakistoskop von Plateau und Stampfer's stroboskopische Scheibe (Fig. 125) beruhen. Werden eine Anzahl Bilder, welche die verschiedenen Phasen eines periodischen Vorganges, z. B. Laufen (vergl. Fig. 74, S. 401), Tanzen, Reiten, Springen, Turnen, die Pendelschwingung u. s. f. darstellen, in der richtigen Reihenfolge nacheinander so schnell dem Auge vorgeführt, daß das Nachbild der einen Bewegungsphase noch besteht, während die Netzhaut bereits vom Eindruck der nächstfolgenden Phase getroffen wird, so glaubt man den Ablauf der Bewegung zu sehen und zwar um so natürlicher, je treuer die einzelnen Bewegungsphasen aufgenommen sind, wie dies bei Momentphotographien der Fall ist, „Kinematograph".

Das Stroboskop besteht aus einer Scheibe von ca. 20 cm Durchmesser, die um eine horizontale Achse in Rotation versetzt werden kann; am Rande dieser Scheibe befinden sich eine Reihe von in gleichen Abständen auf einander folgenden Oeffnungen. Innerhalb des mit 12 Löchern versehenen Ringes ist eine kleinere bemalte Scheibe befestigt, auf welcher z. B. die 12 verschiedenen Phasen einer Pendelschwingung abgebildet sind. Der Apparat wird nun so vor einen Spiegel gehalten, daß die bemalte Fläche dem Spiegel zugekehrt ist und man durch eine Oeffnung, z. B. die oberste, das Bild der bemalten Scheibe im Spiegel sieht. Rotiert die Scheibe, so geht eine Oeffnung nach der anderen vor dem Auge vorüber, man erblickt sehr schnell nach einander an derselben Stelle die verschiedenen Schwingungzustände des Pendels und erhält vermöge der Nachwirkung den Eindruck, als wenn man den Pendel wirklich oscillieren sähe.

Adaptation des Sehorgans. Wird die Reizung der Netzhaut sehr energisch oder andauernd, so läßt die Intensität der Empfindung allmählich nach. Bei andauernder Fixation erscheint eine helle Fläche allmählich immer weniger und weniger hell, die Netzhaut „ermüdet", wie man sagt; gönnt man ihr nur kurze Zeit Ruhe, so stellt sich ihre Erregbarkeit wieder vollständig her. Wenn man aus einem hellen Raum in einen dunklen tritt, so kann man zunächst nichts darin erkennen. Allmählich fängt man an die Gegenstände zu unterscheiden; die Netzhaut hat sich von der starken vorhergegangenen Erregung erholt, ihre Empfindlickeit ist größer geworden, sie hat sich an die geringere Lichtintensität adaptiert (Aubert). Tritt man wieder in den hellen Raum zurück, so wird die starke Lichtintensität zuerst unangenehm empfunden, das Auge fühlt sich „geblendet", hiergegen sucht man sich durch Lidschluß zu schützen; nach kurzer Zeit ist aber die Ueberempfindlichkeit geschwunden. Das vorher dunkeladaptierte Auge hat sich jetzt für die Helligkeit adaptiert. Es erfährt also das Auge je nach der Adaptation eine ganz verschiedene „Stimmung"; diese ist aber auf die Art unserer Gesichtsempfindungen,

besonders auch der Farbenempfindungen von außerordentlichem Einfluß, derart, daß man sehr wohl sondern muß zwischen Tagsehen und Dämmerungsehen.

Bezüglich der Bedeutung und Leistung der Stäbchen- und Zapfenzellen für das Hell- und Dunkelsehen läßt sich mit höchster Wahrscheinlichkeit schliessen (v. Kries), daß Helligkeitsunterschiede bei niederer Lichtintensität nur von den Stäbchen wahrgenommen werden, „Dunkelapparat" der Netzhaut. Die Zapfen (in der Fovea centralis und seiner Umgebung) vermitteln die Farbenempfindungen und bei geeigneter Lichtmischung auch die Empfindung weiß; sie treten aber erst bei etwas größerer Lichtstärke in Aktion, „Hellapparat". Schon M. Schulze hat darauf hingewiesen, daß Nachttiere (Eulen, Fledermäuse), ferner die in der Erde lebenden Geschöpfe und viele in Meerestiefen lebende Fische nur Stäbchen haben; für sie soll Farbenunterscheidung von geringerer Bedeutung sein. Umgekehrt hat der Mensch gerade in der Fovea centralis, wo er die Farben am schärfsten unterscheidet, nur Zapfen. Nur Zapfen haben ferner gewisse Reptilien (Schlangen, Eidechsen, Schildkröten) und die Hühnervögel und Tauben. Von den Hühnern ist bekannt, daß sie „hemeralopisch" d. h. nur tagsichtig sind; auch nach Dunkeladaptation sehen sie bei schwachem Dämmerlicht nicht („hühnerblind"), wo die Enten sehr gut sehen. Auch die Fovea centralis der Menschen zeigt nach v. Kries eine „physiologische Hemeralopie".

Qualität und Quantität der Lichtempfindung. Die Endapparate der Sehnerven werden durch das Licht erregt, also durch die Undulationen des Aethers. Wie bei jeder Wellenbewegung unterscheidet man auch an den Wellen des Lichtäthers Länge und Höhe, letztere besser Elongation oder Schwingungsamplitude genannt. Von der Größe der Amplitude hängt die Stärke oder Intensität des Lichtes ab, von der Wellenlänge die Qualität der Lichtempfindung. Diese bezeichnet die Physik nach ihrem physiologischen Effekt, d. h. nach der Art der Empfindung, welche die betreffende Lichtwelle erzeugt, als Aetherwellen verschiedener Farbe oder als rotes, blaues u. s. w. Licht.

Die Stärke der Lichtempfindung ist bei gleicher Intensität (Schwingungsamplitude) der Lichtwellen abhängig von dem Erregbarkeitzustande der Netzhaut; dieser ist, wie schon erwähnt, größer, wenn längere Zeit keine Erregung durch das Licht stattgefunden, wenn die Netzhaut ausgeruht ist, als wenn die Netzhaut lange belichtet gewesen. Das Auge ist nur imstande, Unterschiede der Lichtintensität zu unterscheiden, nicht die absolute Größe, eine Erscheinung, die in gleicher Weise bei allen Sinnen wiederkehrt, wo eine derartige Prüfung möglich ist. Das Auge ist nur ein relatives Photometer. Die kleinste unterscheidbare Beleuchtung hat Fechner „die Reizschwelle" genannt; wahrnehmbar sind nur Lichtintensitäten, die über die Reizschwelle hinausgehen. Wird die obere Grenze der für die Netzhaut jeweilig erträglichen Lichtintensität überschritten, so tritt „Blendung" (S. 613) ein.

Das scheinbar homogene Sonnenlicht ist, wie schon oben berührt (S. 599), eine Mischung aller farbigen Wellenarten. Die

gleichzeitige Einwirkung aller darin enthaltenen Wellen auf die Netzhaut erzeugt die Empfindung des „Weiß“. Läßt man einen Sonnenstrahl durch einen engen Spalt in ein verdunkeltes Zimmer eintreten und durch ein Prisma gehen, so sieht man auf einem in passender Entfernung hinter dem Prisma aufgestellten weißen Schirm den scheinbar homogenen Sonnenstrahl in eine Reihe von Farben, „Spektralfarben“, zerlegt, und zwar von der am schwächsten zu der am stärksten gebrochenen in der Reihenfolge (die Buchstaben in Klammern geben die Fraunhofer'schen Linien an): Rot (B), Orange (C), Rötlichgelb (D), Gelb (D-E), (Grün (E), Blaugrün (F), Blau (G), Violett (H). Als hellste Stelle des Spektrums erscheint uns das Gelb zwischen D und E, von da ab nimmt die Helligkeit nach beiden Enden hin fortschreitend ab. Diese Unterschiede beruhen nicht auf der verschiedenen Energie der Lichtstrahlen gemessen an ihren thermischen Wirkungen (das Maximum derselben liegt vielmehr im ultraroten Teil), sondern auf einer spezifischen Wirkung auf die Netzhautelemente.

Die einzelnen Spektralfarben unterscheiden sich einzig und allein durch die Wellenlänge der Aetherschwingungen; die Wellenlänge nimmt vom roten zum violetten Ende ab, sie beträgt für die Linie A im Rot 761 $\mu\mu$, für H im Violett 392 $\mu\mu$ (Millionstel eines mm). Jenseits des roten und violetten Lichtes, wo das Auge nichts mehr sieht, ist das Spektrum keineswegs zu Ende. Mittels thermoskopischer Apparate kann man nachweisen, daß die am meisten wärmenden, thermischen Strahlen jenseits des roten Endes des Spektrums liegen, die sog. ultraroten Strahlen, und mittelst lichtempfindlichen (Chlor-, Bromsilber-) Papiers, daß die am stärksten chemisch wirksamen Strahlen jenseits des violetten Endes liegen, die sog. ultravioletten Strahlen. Da es nach Aschkinass noch ultrarote Strahlen gibt, die auf dem Wege durch die brechenden Medien des Auges von diesen nicht absorbiert werden, so muß man annehmen, daß die Absorption durch die Augenmedien für die Unsichtbarkeit dieser Strahlen keine oder doch nur eine untergeordnete Rolle spielt, daß vielmehr diese Strahlen in der Tat physiologisch nicht wirksam, die Netzhaut zu erregen nicht fähig sind. Für das ultraviolette Licht gelang es Helmholtz zu zeigen, daß dafür unser Auge empfindlich ist; nach Abblendung aller übrigen Strahlen konnte er noch einen silbergrauen Schimmer, „lavendelgrau“, hinter dem violetten Ende des Spektrums erkennen, und dieser graue Schimmer ist der Ausdruck der sichtbaren ultravioletten Strahlen, deren Intensität etwa 1200 mal geringer sein soll, als die des violetten Lichtes an der Grenze der Sichtbarkeit. Man kann die ultravioletten Strahlen bekanntlich dadurch sichtbar machen, daß man sie durch eine Chininlösung gehen läßt; dadurch wird das Chinin selbstleuchtend, es fluoresciert bläulich, d. h. es werden die ultravioletten Strahlen in Strahlen von grösserer Wellenlänge verwandelt. Auch Hornhaut, Linse und Glaskörper fluorescieren. Die Sichtbarkeit des Ultravioletts, wie sie Helmholtz behauptet, beruht zum teil hierauf, zum teil wird aber auch die Netzhaut selbst erregt, ob erst durch Fluorescenz der Netzhautelemente oder direkte Reizung, muß dahin gestellt bleiben. Auch die Röntgenstrahlen rufen Lichtempfindungen hervor, indem sie die Netzhaut direkt, vielleicht in geringem Grade auch durch Fluorescenz, erregen

(Himstedt und Nagel); die Becquerelstrahlen wirken hauptsächlich durch Fluorescenz der Augenmedien (Himstedt und Nagel). Die Fähigkeit des Auges, Helligkeitsunterschiede (photometrisch gemessen) zu erkennen, ist nach A. König und Brodhun für alle Lichtarten gleich.

Farbenmischung. Alle Farben, sowohl die natürlich vorkommenden als die künstlich hergestellten, lassen sich aus den Farben des Sonnenspektrums zusammensetzen. Aus der Mischung aller Farben in dem Verhältnis, wie sie im Spektrum vorkommen, entsteht das weiße Licht. Unter einer „gesättigten Farbe“ versteht man physikalisch eine solche, welche gar kein Weiß enthält, d. h. eine reine Spektralfarbe. Eine gesättigte Farbe mit einer anderen ebenfalls gesättigten Farbe gemischt bringt entweder Farbenempfindungen hervor, die im Spektrum noch nicht enthalten sind, oder solche, die im Spektrum schon enthalten sind: solche Farben nennt man Mischfarben. Zur Erzeugung der gemischten Farben bedient man sich entweder sog. Farbenkreisel, Scheiben, deren Sektoren verschieden gefärbt sind und die in schnelle Rotation versetzt werden, oder man benutzt für genauere Untersuchungen Apparate, in denen die Spektralfarben selbst miteinander gemischt werden. Beim Farbenkreisel erhält das Auge die Eindrücke der verschiedenen Farben so schnell hintereinander, daß sie vermöge der Nachwirkungen des Lichteindrucks (S. 612) zu einer gemeinsamen Empfindung verschmelzen, „subjektive Lichtmischung“. Rot und Violett miteinander vermischt, erzeugen Purpur, das sich nach dem Rot wie Violett hin verschieden abstufen läßt. Man findet unter den Spektralfarben verschiedene Farbenpaare, welche miteinander im bestimmten Verhältnis bei geeigneter Intensität vermischt Weiß geben, so Rot und Grün (Blaugrün), Orange und Cyanblau, Gelb und Indigblau, Grüngelb und Violett. Solche Farbenpaare nennt man Komplementärfarben, indem die eine die andere zu Weiß ergänzt; häufig erscheint dieses Weiß wegen der ungenügenden Helligkeit der angewendeten Farben mehr oder weniger grau. Das Nebeneinandersehen komplementärer Farben hat für unser Auge etwas Wohltuendes, Harmonisches. Alle Farben nehmen in der Dämmerung, wenn sie lichtschwach sind, andere Töne an: ein lichtschwaches Weiß erzeugt den Eindruck von Grau, ein sehr lichtschwaches Gelb den von Braun, ein sehr lichtschwaches Rot den von Braunrot, ein sehr lichtschwaches Grün den von Olivgrün u. s. f.; bei noch weiterer Herabsetzung der Helligkeit gehen alle Farben schließlich in Schwarz über. Bei diesem Uebergang zu geringerer Lichtstärke verschiebt sich aber die relative Helligkeit der Farben, und zwar rückt im Spektrum das Maximum der Helligkeit vom Gelb zum Grün hin. Ehe der Uebergang aller Spektralfarben in Schwarz erfolgt, hat man demnach an Stelle des gewöhnlichen Spektrums ein graues Band, dessen hellste Stelle im mittleren Grün liegt. Darauf beruht, wie Purkinje zuerst fand (Purkinje'sches Phänomen) und Dove und Helmholtz bestätigten, auch die relative Abnahme

der Helligkeit von roten Gegenständen in Vergleichung mit blauen bei eintretender Dunkelheit. Diese Art der Helligkeitsverteilung, die für das normale Auge nur bei dieser minimalen absoluten Helligkeit vorkommt (Dämmerungsehen), besteht in wenigen Fällen auch als angeborener Zustand für alle Helligkeiten, angeborene totale Farbenblindheit oder Monochromasie. Hiermit ist gewöhnlich mangelhafte Sehschärfe, Nystagmus (Augenzittern) und eine gewisse Lichtscheu verbunden. Die in diesen Fällen eintretenden Empfindungen werden nach A. König in den Stäbchen durch die Zersetzung des in ihnen angehäuften Sehpurpurs (S. 610) ausgelöst.

Je weiter man in die Peripherie der normalen Netzhaut kommt, desto mehr verschwinden die Farbenempfindungen als solche. Hält man z. B. ein rotes Objekt, eine Stange Siegellack in senkrechter Richtung seitwärts hinter dem Gesichtsfelde und bringt es, während das Auge geradeaus blickt, langsam nach vorn, bis es eben am temporalen Rande des Gesichtsfeldes bemerkbar wird, so erscheint es vor einem schwarzen Hintergrund grau und wird erst als rot erkannt, wenn man es weiter nasalwärts bewegt. Außerdem erscheinen dem dunkel-adaptierten Auge solche Lichter, welche bei direkter Fixation (mit der Fovea centralis) nicht mehr zu sehen sind („physiologische Hemeralopie", S. 614), in der Peripherie noch deutlich, aber immer farblos. Da nun in der Peripherie Stäbchen und Zapfen vorkommen, so müssen diese, die oben im allgemeinen als Dunkel- und Hell-Apparate unterschieden werden, auch noch lokale Besonderheiten in der Netzhaut darbieten. Dafür spricht auch, daß das Dämmerungsehen, wie das Tagsehen örtlich in der Netzhaut große Verschiedenheiten zeigt.

Außer den sehr seltenen total Farbenblinden (Monochromaten) kommt noch eine andere angeborene Anomalie der Farbenempfindung vor, die partielle Farbenblindheit, Dichromasie, die zuerst der englische Chemiker Dalton (1798) von sich beschrieben hat, daher früher Daltonismus genannt. Sie findet sich bei etwa 4 pCt. der Männer, sehr viel seltener bei Weibern. Es hat sich ergeben, daß sie in zwei scharf gesonderte Arten zerfällt, die man früher fälschlich als Rotblindheit und Grünblindheit unterschieden hat. Beide Gruppen verwechseln aber rot mit grün, sehen also weder rot noch grün, beide sind also rot-grün-blind. Gemeinsam ist beiden, daß sie im Spektrum eine Stelle haben, welche ihnen farblos erscheint, der neutrale Punkt, zwischen 490 und 500 $\mu\mu$. Von da aus nach dem kurzwelligen Ende empfinden sie Blau, nach dem langwelligen Ende empfinden sie Gelb. Da aber die partiell Farbenblinden die Bezeichnungen von den Farbentüchtigen entlehnen, so halten sie Sättigungsgrade für Farben und geben ihnen verkehrte Farbennamen. Den Unterschied macht die Intensitätsverteilung im Spektrum. Sie haben nach König (S. 619) statt der Rot- und Grün-Kurve (Fig. 127) nur eine Kurve, deren Maximum bei der einen Gruppe (Grünblind) dem langwelligen Ende näher liegt als bei den anderen (Rotblind). Bei der letzteren hört das Spektrum am langwelligen

Ende früher auf, sodaß das Rot ihr dunkel erscheint. von Kries hat deswegen vorgeschlagen, sie, anstatt als Rotblinde und Grünblinde als Protanopen und Deuteranopen zu unterscheiden. Man kann sie nach ihm dahin charakterisieren, daß (mit der Bezeichnung des normalen Auges gesprochen) der Protanop ein schwach bläuliches Scharlachrot verwechselt mit dem dunkleren Olivgrün, der Deuteranop hingegen ein stärker bläuliches Scharlachrot mit einem gleich hellen Grün.

Auch bei den Farbentüchtigen hat man (Rayleigh, Donders) zwei Gruppen unterschieden, eine häufig vorkommende, normale und eine selten vorkommende anomale. Der Unterschied tritt hervor, wenn man bei Helladaptation zu einem gegebenen Gelb ein Gelb aus Rot und Grün mischen läßt; dann braucht die erste Gruppe von diesen beiden Lichtern Mengen, die mit kleinen Abweichungen um einen Mittelwert schwanken. Die zweite Gruppe dagegen braucht unverhältnismäßig mehr Grün. Hering nennt die erste Gruppe relativ blausichtig, die zweite relativ gelbsichtig, er hat sie in Analogie mit den partiell Farbenblinden gebracht.

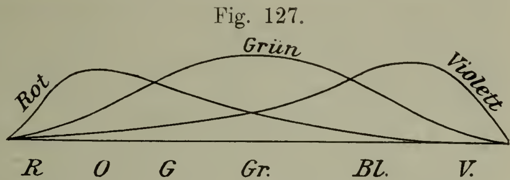
Die Prüfung auf Rotgrünblindheit ist deshalb wichtig, weil solche Farbenblinde weder für den Eisenbahn- noch Seedienst brauchbar sind, da sie die roten und grünen Signallichter verwechseln. Die zu prüfenden Individuen ließ man früher nach Seebeck (1837) farbige Wollfäden oder Papier sortieren; Farbenblindheit gibt sich so durch die eben geschilderten Farbenverwechselungen zu erkennen. Da aber hierbei leicht absichtliche Täuschungen auszuführen sind, hat man neuerdigs vollkommnere Prüfungsmethoden mit Hilfe besonderer Tafeln angegeben (Nagel).

Ob auch die Tiere die Farben in gleicher Weise wie die Menschen zu unterscheiden vermögen, ist nicht ermittelt; nur so viel läßt sich aussagen, dass die Tiere ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Farben besitzen und manche bald durch diese, bald durch jene Farbe unangenehm affiziert und dadurch sogar in Aufregung versetzt werden, so Truthähne, Bullen beim Anblick grell roter Gegenstände u. a. m. Hier ist auch an die im Tierreich verbreiteten Schutzfärbungen, an die Lock- und Erregungsfarben zu erinnern. Sicher nachgewiesen ist neuerdings durch Himstedt und Nagel, daß der Hund ein wirkliches Farbenunterscheidungsvermögen besitzt.

Theorie der Farbenempfindungen. Nach einer zuerst von Thomas Young (1807) aufgestellten, dann von Helmholtz und Maxwell (1860) weiter ausgebildeten Theorie stellt man sich vor, daß mit jedem Elemente oder Feldchen des Netzhautmosaiks, dessen Erreguug einer bestimmten Einzelempfindung entspricht (S. 609), verschiedene farbenempfindliche Nervenfasern in Verbindung stehen, welche durch die verschiedenen im Spektrum vertretenen Lichtschwingungen in verschiedenem Maße, aber immer in positiver (nicht entgegengesetzter) Weise erregt werden. Es genügt für die drei Farben: Rot, Grün, Violett, „Grundfarben" (trichromatisches Farbensystem, Dreikomponententheorie), drei Arten farbenempfindender Nervenfasern, also rotempfindende.

grünempfindende und violettempfindende Fasern anzunehmen, deren Erregung einsinnig, immer nur im Sinne der betreffenden Farbe geschieht. Die Erregung jeder der drei Faserarten durch die verschiedenen Wellenlängen des Spektrums, die Valenzkurve jeder Komponente, ist in Fig. 127 dargestellt. Werden alle drei Fasergattungen gleichmäßig erregt, so entsteht die Empfindung des Weiß. Wird die Netzhaut von rotem Licht getroffen, so werden stark die Rotelemente, viel schwächer die Grünelemente, verschwindend wenig die Violettelemente erregt; grünes Licht erregt die Grünelemente stärker als die beiden anderen Arten; violettes Licht die violettempfindenden Fasern am stärksten. Wie durch Mischung zweier dieser Grundfarben in verschiedenem Verhältnis sich die anderen Farben herstellen lassen, ebenso kommt die Empfindung der übrigen Farben außer den Grundfarben dadurch zustande, daß die Erregung dieser drei grundempfindenden Nervenfasern in ungleicher Stärke stattfindet, sich miteinander zur Empfindung der entsprechenden Mischfarbe kombiniert. Dem Ruhezustande der Netzhaut entspricht die Empfindung „Schwarz".

Fig. 127.



Schematische Darstellung der Valenzkurven für die Rot-, Grün-, Violettkomponente (nach Helmholtz).

An jedes Netzhautelement treten nach dieser Theorie je drei Nervenfasern heran, von denen jede durch Licht von bestimmter Wellenlänge erregt wird; nur vom weißen Licht werden alle drei Fasergattungen gleichmäßig erregt. Das Sehen verschiedener Farben besteht also in nichts anderem als in der Erregung jener verschiedenen Fasergattungen des Sehnerven. Die Erregung der peripherischen Enden der Sehnervenfasern hat nur darin etwas Spezifisches, daß sie vermöge eigentümlich entwickelter Endorgane durch die Lichtwellen des Aethers erfolgt; diese bilden den adäquaten Reiz.

Bei den anomalen Trichromaten (S. 618) würde nach dieser Theorie eine teilweise Verschiebung der Intensitätskurve des Grün nach dem Rot zu stattfinden. Bei den partiell Farbenblinden, den Dichromaten, würde eine Art von Elementen fehlen. Möglich wären der Theorie nach drei Fälle: Fehlen der Rotelemente, der Grünelemente und der Violettelemente. Letzteres ist einwandfrei noch nicht beobachtet. Die ersteren beiden entsprechen den oben genannten Klassen, sie würden also Ausfalls- oder Reduktionsformen des trichromatischen Systems darstellen (v. Kries). Man hat sie aber auch aus einer Koinzidenz zweier Elementarerregbarkeitskurven (Rot und Grün) erklärt (Fick, König). Die Monochromaten endlich werden als Stäbchen- oder Sehpurpurseher betrachtet; bei ihnen müssen demnach die Zapfen und damit die Fovea centralis blind sein (das Gesichtsfeld hat in der Mitte gleichsam ein Loch, „zentrales Skotom"), oder die Zapfen sind durch Stäbchen ersetzt. Das Erstere ist in der Tat mehrfach bei Monochromaten festgestellt worden.

Eine andere, wesentlich verschiedene Theorie über das Zustandekommen der Farbenempfindungen ist von E. Hering (1874) aufgestellt worden.

Nach dieser Theorie sind die Gesichtsempfindungen bedingt durch die chemischen Prozesse, welche, wie das Leben jeder organischen Substanz, so auch der „Sehsubstanz" d. h. der nervösen Substanz des Auges und der zugehörigen Hirnteile, ausmachen. In dieser Substanz gehen zwei gegensinnige Prozesse, Zersetzungs- oder Dissimilierungsprozesse und Ernährungs- oder Assimilierungsprozesse nebeneinander her, und zwar sollen drei von einander mehr oder weniger unabhängige Sehsubstanzen (schwarz-weiße, rot-grüne, gelb-blaue) vorkommen, darin jede das, was sie durch den Dissimilierungsprozeß verliert, durch den zugeordneten Assimilierungsprozeß wiedergewinnt. Jedem dieser sechs Prozesse entspricht demnach eine der sechs Urempfindungen, nämlich:

	1. Paar	2. Paar	3. Paar
Dissimilierung	Weiß	Ur-Rot	Ur-Gelb
Assimilierung	Schwarz	Ur-Grün	Ur-Blau

Der der Schwarz-Empfindung entsprechende Assimilierungsprozeß wird stets ohne Einwirkung des Lichtes erzeugt, während die übrigen fünf Prozesse durch die Aetherschwingungen des Lichtes geweckt werden. Dieses Vermögen des Lichtes, auf die Sehsubstanzen verändernd einzuwirken, nennt Hering die „optische Valenz" desselben. Die optische Valenz jedes gegebenen homogenen Lichtes läßt sich in eine weiß wirkende und eine oder zwei farbig wirkende „Sondervalenzen" zerlegt denken; und zwar haben die dem reinen Ur-Gelb, Ur-Grün und Ur-Blau entsprechenden Lichtarten (ca. 575 $\mu\mu$, 495 $\mu\mu$ und 470 $\mu\mu$) neben ihrer weißwirkenden nur eine (die im Sinne ihrer Urfarbe wirkende) alle übrigen Lichtarten aber zwei farbig wirkende Sondervalenzen. Alle Lichtarten vom (nach Hering) schwach gelblichen Endrot des Spektrums bis zum Ur-Gelb haben zugleich rote und gelbe Sondervalenz; zwischen Ur-Gelb und Ur-Grün haben alle Lichtarten gelbe und grüne, zwischen Ur-Grün und Ur-Blau grüne und blaue, und vom Ur-Blau bis zum violetten Ende des Spektrums blaue und rote Sondervalenz. Ein dem Ur-Rot entsprechendes Spektrallicht, d. h. ein homogenes Licht mit nur roter Sondervalenz gibt es nicht; denn auch das längstwellige sichtbare Licht im Spektrum enthält noch eine schwache gelbe Sondervalenz. Die weißwirkende Sondervalenz ist am stärksten in den grünen Teilen des Spektrums und nimmt nach beiden Seiten hin ab.

Bei partieller Farbenblindheit fehlt der Sehsubstanz das Vermögen zur Erzeugung der dem Ur-Rot und Ur-Grün entsprechenden Prozesse, daher erscheinen hierbei alle homogenen Lichtarten vom langwelligen Ende des Spektrums bis zur Stelle, wo in der Norm das Ur-Grün gesehen wird, mehr oder weniger gelb, die andere Hälfte des Spektrums dagegen mehr oder weniger blau; die Stelle des Ur-Grün selbst erscheint farblos, d. h. je nach der Intensität weiß oder grau.

Bei totaler Farbenblindheit (und bei normalen Augen bei sehr geringer Intensität des einwirkenden Lichtes) kommen alle den farbigen Sondervalenzen entsprechenden Prozesse nicht zu Stande; das ganze Spektrum erscheint weiß mit einem Maximum der Helligkeit in den sonst grün aussehenden mittleren Teilen.

Subjektive Gesichtsempfindungen auf Reizung des Sehnerven und der Netzhaut. Die Retina selbst, möglicherweise auch der Sehnervenstamm können auch durch anderweitige mechanische oder elektrische Reize erregt werden, und diese Erregung hat dann Gesichtsempfindungen zur Folge. Ein örtlich beschränkter Druck erzeugt eine beschränkte Lichterscheinung, ein Druckbild oder Phosphen.

Uebt man an einer beliebigen begrenzten Stelle des Bulbusumfanges einen Druck aus, so sieht man einen Lichtblitz, einen feurigen Kreis auftauchen, „Newton's Druckfigur". Uebt man im Dunkeln einen Druck auf den ganzen Bulbus gleichmäßig aus, so hat man den prachtvollsten blendendsten Farbeneindruck; beim Schlag ins Auge sieht man Funken sprühen. Plötzliches Nachlassen der Akkommodation im dunklen läßt einen leuchtenden Saum am Rande des Gesichtsfeldes entstehen, „Akkommodationsphosphen". Wirft man im Dunkeln die Augen mit Lebhaftigkeit seitwärts, so sieht man zwei Kometenschweife im Sehfelde; das rührt daher, daß die Sehnerven, die nasalwärts von der Augenachse angeheftet sind, bei starker Rotation der Bulbi temporalwärts gewissermaßen zu kurz sind und daher eine Zerrung erleiden, deren Folge die Lichterscheinung ist. Aehnliche plötzliche lebhafte Licht- und Farbenempfindungen sollen Individuen haben, denen bei der Ausschälung des unheilbar kranken Auges der Sehnerv durchschnitten wird, was aber von anderer Seite auf eine Zerrung der Retina geschoben wird. Bei geschlossenen Augenlidern sieht man im dunklen Gesichtsfelde eine äußerst schwache unregelmäßige Erleuchtung mit einzelnen wandelnden helleren Lichtflecken oder Lichtstreifen auftreten, das „Eigenlicht der Netzhaut", wahrscheinlich bedingt durch die Bewegung des Blutes in den Gefässen, die eine leichte mechanische Reizung auf die Netzhaut ausübt.

Volta beobachtete zuerst die subjektiven Lichterscheinungen auf elektrischen Reiz. Bei einem im Sehnerven absteigenden (vom Sehnerven nach der Hornhaut gerichteten) Strom sieht man nach Ritter und Purkinje an der Stelle der Fovea centralis einen rautenförmigen dunklen Fleck von einem ebenfalls rautenförmigen grünlichen Lichtsaum umgeben, in einiger Entfernung davon durch einen dunklen Zwischenraum getrennt noch ein weniger intensives grünliches rautenförmiges Band und endlich an den Grenzen des Sehfeldes einen schwach hellvioletten Schein; bei im Sehnerven aufsteigendem Strom sieht man die entsprechenden Komplementärfarben, es kehren sich die Licht- und Schattenpartien um. Diese Erscheinung hat man während der Dauer des Stromes; beim Schließen und Oeffnen des Stromes flackert ein helleres Licht auf, und zwar ist nach Helmholtz der Schließungsblitz bei aufsteigendem, der Oeffnungsblitz bei absteigendem Strome stärker. Bei Reizung mit Induktionströmen oder mit Entladungschlägen einer Leydener Flasche treten ebenfalls subjektive Lichterscheinungen auf.

Sehsphäre des Hirns. Es können sich nicht etwa die

Lichtwellen zum Gehirn fortpflanzen, sondern nur der dem Nerven eigentümliche Prozeß der Erregung. Auch der Vorgang der Leitung im Nervenstamm ist durchaus der nämliche, wie bei allen anderen Nerven; er erfolgt nach dem Gesetz der isolierten Leitung (S. 426) ausschließlich in der Bahn der erregten Nervenfaser hinauf. Die Opticusfasern lösen sich im vorderen Vierhügel und im lateralen Kniehöcker (S. 487) in Endbäumchen auf, welche die hier gelegenen Nervenzellen, das „subkortikale Sehzentrum", kontaktartig umfassen. Von diesen Zellen gehen Neurite als „Stabkranzfasern" (Sehstrahlung der Fig. 87, S. 475) zur Großhirnrinde des Hinterhauptlappens, in deren Zellen die Erregung in eine Gesichtsempfindung umgesetzt wird. Rein zentrale Erregung dieses Zentrums im Gehirn, sei es im Traum oder bei Hirnkrankheiten oder durch veränderte Blutmischung (Fieberzustand) kann, auch ohne daß ein Licht- oder Farbeneindruck von außen statthat, subjektive Licht- und Farbenempfindung, sog. Gesichtshalluzinationen oder Phantasmen, zur Folge haben. Beim Hunde und Affen liegt (S. 483) die sog. Sehsphäre in der Konvexität des Hinterhauptlappens. Nach möglichst vollständiger Zerstörung dieser Hirnrindenpartie beiderseits benehmen sich die Tiere, als wären alle Gesichtswahrnehmungen erloschen, „totale Rindenblindheit". Pathologische Beobachtungen lehren, daß auch beim Menschen die Sehsphäre im Hinterhauptlappen gelegen ist (Fig. 91, S. 485). Die meisten Säugetiere, bis auf das Kaninchen herab, zeigen eine Beziehung jeder der beiden Netzhäute zu beiden Sehsphären im Hirn, aber bei verschiedenen Tieren ist dies in verschiedenem Grade der Fall. Es findet im Chiasma nn. opticorum nur eine unvollständige Faserkreuzung statt. Das ungekreuzte (laterale oder temporale) Faserbündel ist desto größer, je näher die Tiere dem Menschen kommen (Affe, Hund), doch ist selbst beim Menschen das ungekreuzte Faserbündel noch kleiner als das gekreuzte. Beim Hunde steht jede Netzhaut zum größten Teil mit der gegenseitigen Sehsphäre und nur zu einem kleinen Teil, nämlich mit ihrer äußersten lateralen Partie mit der gleichseitigen Sehsphäre in Verbindung; etwas größer ist der mit der gleichseitigen Sehsphäre verbundene Netzhautabschnitt beim Affen und noch größer beim Menschen. Beim Kaninchen findet sich nur eine ganz geringe Zahl ungekreuzter Fasern. Eine vollständige Kreuzung der Faserbündel hat nur bei den Einhufern (Pferd, Esel) und bei den Vögeln statt. Exstirpation einer Sehsphäre bei Säugetieren hat daher teilweise Blindheit auf beiden Augen zur Folge, und zwar erweist sich die laterale Partie der gleichseitigen und die mediane Partie des gegenseitigen Auges blind, es besteht sog. doppelseitige Hemiopie, besser Hemianopsie (Halbblindheit). Beim Hunde und Affen sind die Sehstörungen auch nach partiellen Eingriffen in die Sehsphäre bilateral und von hemianopischem Charakter, d. h. es werden stets homonyme Netzhauthälften ausgeschaltet (Schäfer, Luciani). Wie jedem Punkte eines sichtbaren Objektes ein bestimmter Bildpunkt auf der Netzhaut ent-

spricht, so soll nach H. Munk in gleicher Weise ein jeder Punkt der Netzhaut zu einem bestimmten Bezirk der Sehsphäre in der Hirnrinde in Beziehung stehen, gewissermaßen eine Projektion der Netzhaut auf die Hirnrinde der Sehsphäre statthaben. Bei einer solchen Beziehung jedes Netzhautteiles zu einem bestimmten Teil der Sehsphäre wäre für die „Lokalzeichen" der Gesichtsempfindung (rechts, links, oben, unten), den „Ortsinn der Netzhaut" das anatomische Substrat in der Hirnrinde geliefert.

Farbige Nachbilder. Wie infolge des nur allmäligen Abklingens der Netzhauterregung sich Nachbilder einstellen, so treten, wenn intensives und länger audauerndes farbiges Licht die Netzhaut reizt, auch farbige Nachbilder auf, und zwar ist das Nachbild, das auf einfacher Nachwirkung der Erregung beruht, mit dem Objekt gleichfarbig „positiv". Häufig erscheint das Nachbild in der Komplementärfarbe des Objektes, besonders wenn wir z. B. nach langem Anschauen eines farbigen Objektes unseren Blick auf eine weiße Fläche richten. Solche Nachbilder bezeichnet man als „negative". Sie kommen nach der Dreikomponententheorie dadurch zu Stande, daß die durch die primäre Farbe angesprochenen Netzhautelemente ermüden; wenn alsdann weißes Licht einwirkt, also alle drei grundempfindenden Fasern in gleicher Stärke erregt werden (S. 619), so greift dieser Reiz vorwiegend die beiden anderen, primär nicht erregten, grundempfindenden Fasern an, daher nun die Komplementärfarbe hervortritt. Auch sehr intensives weißes Licht läßt farbige Nachbilder auftreten, nur daß hier die Farben in ziemlich regelmäßiger Folge mit einander abwechseln, das sog. „Abklingen der Farben", das vermutlich darauf beruht, daß die Nachwirkung der grundempfindenden Fasern verschieden lange anhält. Die negativen farbigen Nachbilder bezeichnet man wohl auch als „successiven farbigen Kontrast", oder „successive Farbeninduktion". Hiervon zu unterscheiden ist der „simultane Kontrast". Er besteht darin, daß ein helles Objekt auf dunklem Grunde heller erscheint und umgekehrt. Auch für die Farben gibt es einen simulatnen Kontrast. Bei Betrachtung einer gefärbten Fläche treten in der Umgebung oder an einer anderen Stelle derselben komplementär gefärbte Partien gleichzeitig auf. Legt man z. B. ein graues Papierschnitzelchen auf eine größere Fläche von gesättigter Farbe und überdeckt das Ganze mit durchscheinendem Seidenpapier, so erscheint das graue Schnitzelchen in der Komplementärfarbe. Die Kontrasterscheinungen sind subjektiven Ursprungs. Nach Helmholtz sind sie bedingt durch Urteilstäuschung, nach Hering hingegen durch Einwirkung auf benachbarte Netzhautelemente, indem der Erregungzustand einer bestimmten Stelle beeinflußt ist von dem Erregungzustand der übrigen Netzhaut, insbesondere der benachbarten Teile.

Unter Irradiation des Lichtes versteht man die Farbenzerstreuung an den Rändern heller Gegenstände, die zur Folge hat, daß uns helle Objekte, z. B. ein weißes Quadrat, auf dunklem Grunde größer erscheint, als ebenso große dunkle Objekte, z. B. ein schwarzes Quadrat, auf hellem Grunde. Die Vermutung, daß diese Erscheinung auf einer Ausbreitung des Lichteindrucks beruht, indem die Erregung der Netzhaut gewissermaßen über die Grenzen der direkt erregten Partie hinübergreift, wird dadurch widerlegt, daß solche Irradiationen bei Benutzung passender Gläser fortfallen. Nach Helmholtz beruht die Erscheinung auf ungenügender Akkommodation, daher die Bilder am

Rande in Zerstreuungskreisen, also mit verwaschenen Rändern erscheinen, und diese Zerstreuungskreise haben zur Folge, daß am Rande eines hellen Netzhautbildes sich das Licht über den Bildrand hinaus verbreitet. Aus eben demselben Grunde erscheinen enge Löcher oder Spalten, wenn sie erleuchtet werden, größer als sie in Wirklichkeit sind.

Entoptische Erscheinungen. Man versteht darunter Gesichtsempfindungen, die nicht auf leuchtende Objekte der Außenwelt, sondern auf Beschattung der Netzhaut durch Gegenstände des Augeninnern zurückzuführen sind. Eine derselben, die Purkinje'sche Aderfigur, kennen wir bereits (S. 607). Wie es dort die von den Blutgefäßen der erleuchteten Netzhaut auf die dahinter liegende Stäbchen- und Zapfenschicht geworfene Schattenfigur ist, die uns inmitten der übrigen erleuchteten Netzhaut zur Wahrnehmung kommt, so können ebenso andere Undurchsichtigkeiten der Augenmedien von der Hornhaut bis zum Glaskörper durch die von ihnen auf die Netzhaut geworfenen Schatten zu entoptischen Erscheinungen führen. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht die sog. fliegenden Mücken, „Mouches volantes", schwarze fadenförmige und rosenkranzähnliche Figuren von den mannigfachsten Formen, die teils mit dem Auge, teils unabhängig von ihm sich auf und ab bewegen und dabei ihre Gestalt ändern. Sie beruhen auf Undurchsichtigkeiten des Glaskörpers und haben möglicherweise in den Resten der embryonalen Kapillargefäße des Glaskörpers, die nach der Geburt obliterieren, ihren Grund. Störend machen sich diese entoptischen Erscheinungen besonders beim Mikroskopieren geltend, doch wird man ihrer auch beim Sehen gegen eine helle Fläche oder den bedeckten Himmel gewahr. Sehr interessant ist auch die Erkennung des Blutkreislaufs in der eigenen Netzhaut. Blickt man starr (akkommodationslos) nach einer hellen Fläche oder noch besser durch ein blaues Glas nach dem hellen Himmel, so sieht man kleine punktförmige Körperchen, die sich in eigentümlich gewundenen Bahnen schnell bewegen. Wahrscheinlich sind es die von den Blutkörperchen in den Kapillaren der Ganglienzellenschicht (Fig. 120, 3, S. 605) auf die dahinter gelegene Stäbchen- und Zapfenschicht geworfenen, ihren Ort schnell wechelnden Schatten, die uns zur Wahrnehmung gelangen.

Gesichtswahrnehmungen.

Projektion der Gesichtsempfindungen nach außen. Ein jeder Netzhautteil steht zu einem bestimmten Teil der Sehsphäre in der Hirnrinde in Beziehung (S. 622). So kommt es, daß zugleich mit jeder Gesichtsempfindung und unablöslich von ihr gewissermaßen das auf der belichteten Netzhautstelle entworfene Bild uns zum Bewußtsein gelangt. Nun lehren uns aber tausendfältige, von Jugend auf gemachte Erfahrungen, unterstützt durch die Kontrolle anderer Sinnesempfindungen, insbesondere der Gefühlsempfindungen der Haut (Tasten), daß jedesmal, wenn wir eine Gesichtsempfindung erhalten, dieselbe hervorgerufen wird durch außerhalb unseres Auges befindliche Objekte. Umgekehrt schließen wir nun, daß, wenn eine solche Empfindung zustande kommt, die Ursache derselben außerhalb unseres Körpers gelegen ist, und so wird durch

die Macht der Erfahrung und Gewohnheit jeder Gesichtseindruck von uns unwillkürlich nach außen verlegt, peripherisch lokalisiert (S. 537). Treffend sagt Helmholtz: „Wir sehen die Sonne, die Sterne an den Himmel, nicht an dem Himmel", nämlich verlegt. Wir haben gelernt, jedem Punkt der Netzhaut einen gewissen Punkt im Raume zuzuordnen, und schließen unbewußt, daß die Erregung dieser Stelle hervorgerufen wird von einem Objekt an jenem Punkte im Raume. Indem wir von Anfang an die Gesichtseindrücke mit Tasteindrücken verschmelzen, legen wir auch ersteren die Bezeichnung „oben" und „unten", die von der Schwere hergenommen sind, bei, gerade so wie rechts und links. Von einer Projektion nach außen durch den Knotenpunkt des Auges und der Umkehr der verkehrten Bilder auf der Netzhaut, wie man lange Zeit das „Problem des Aufrechtsehens" gelöst hat, ist gar keine Rede. Es gibt kein solches Problem. Verkehrtes Netzhautbild, Knotenpunkt, Projektion und Umkehr sind spätere wissenschaftliche Konstruktionen. Wir empfinden Netzhauterregungen, deren Ursache wir gewohnt sind auf ein Objekt an einer bestimmten Stelle im Raume außer uns zu übertragen. Vermöge dieser Macht der Gewohnheit werden auch subjektive Gesichtsempfindungen, die entoptischen Erscheinungen (S. 624), ferner die Gesichtsempfindungen, welche durch mechanische oder elektrische Reizung der Netzhaut oder des Sehnerven zustande kommen, sowie die durch zentrale Erregung des Sehzentrums im Hirn (Halluzinationen, Phantasmen (S. 622) hervorgerufenen Gesichtsempfindungen objektiviert, nach außen verlegt. Als Gesichtsfeld bezeichnet man den Bereich aller vor unseren Augen befindlichen Punkte, die wir bei stillstehendem Auge wahrzunehmen vermögen. Finden keine Lichteindrücke statt, so erscheint uns das Gesichtsfeld dunkel mit unregelmäßig auftauchenden Lichtnebeln, „Eigenlicht der Netzhaut" (S. 621). Die peripherische Ausdehnung des Gesichtsfeldes wird durch das Perimeter bestimmt.

Augenbewegungen. Für die Schätzung und Deutung der Gesichtswahrnehmungen im Raume kommen in erster Linie die Augenbewegungen in Betracht. An der Lösung dieses Problems haben sich Listing, Helmholtz, Donders, A. Fick und E. Hering erfolgreich beteiligt. Der Augapfel, den wir annähernd einer Kugel gleichsetzen können, besitzt eine sehr große Beweglichkeit innerhalb der kegelförmigen oder pyramidalen Augenhöhle. In ein reiches Fettpolster gehüllt, kann er sich durch Kontraktion der sich an ihn anheftenden Augenmuskeln, wie eine Kugel in der Pfanne, in allen drei Dimensionen bewegen, und diese Beweglichkeit findet nur ihre Hemmung in den Widerständen, die durch die Spannung der antagonistischen Muskeln und durch die Dehnung des an den Augapfel angehefteten Sehnervenstammes gesetzt werden. Zum besseren Verständnis der Bewegungen denken wir uns in das Auge hinein ein festes Koordinatensystem gelegt. Unter der (optischen) Augenaxe oder Drehungsaxe des Auges versteht man (S. 580) diejenige Gerade, welche vom Scheitel der Hornhaut durch

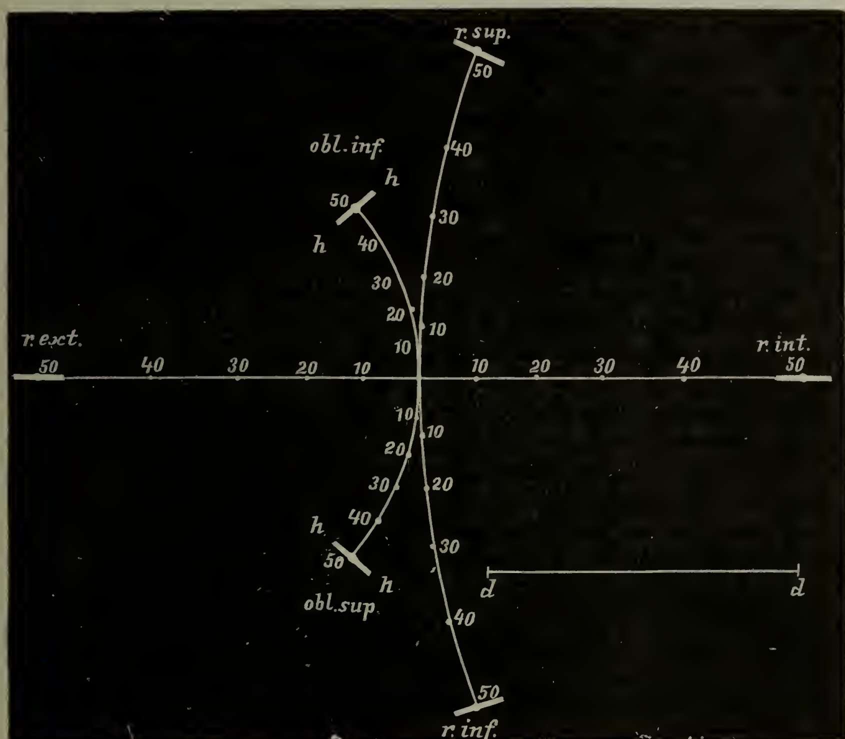
den Knotenpunkt zum Augenhintergrund, etwas auf- und medianwärts von der Fovea centralis zieht; sie bildet zugleich die Axe des zentrierten optischen Systems der brechenden Flächen des Auges; ihre Endpunkte an der Hornhaut und am Augenhintergrunde heißen die Pole; die durch die Augenaxe gelegte Ebene heißt Meridianebene und der dieser Ebene entsprechende größte Kreis: Meridian. Die im Mittelpunkt der Augenaxe durch diese senkrecht, also bei sagittal und parallel gedachten Augenaxen frontal gelegte Ebene heißt Aequatorialebene und der ihr entsprechende größte Kreis: Aequator. Der vertikale Durchmesser des Aequators heißt Höhenaxe und der horizontale die Queraxe des Auges. Die Sehaxe, die Richtungslinie des Hauptstrahls eines fixierten Punktes, welche von der Fovea centralis durch den Knotenpunkt nach der Hornhaut zieht, bildet mit der Augenaxe einen Winkel (x genannt) von 4 bis 5 ^{0}. Der Drehpunkt des Auges (von dem wir hier annehmen, daß er für alle Bewegungen der nämliche ist, obgleich dies nur annähernd zutrifft) liegt nach Donders auf der Augenaxe etwa 13·6 mm vom Hornhautscheitel entfernt, also 1·3 mm über den Mittelpunkt des Auges hinaus nach hinten. Da der fixierte Punkt auch Blickpunkt heißt, so bezeichnet man die Verbindungslinie zwischen Blickpunkt und Drehpunkt, also die Gerade, die von dem fixierten Punkt durch den Drehpunkt nach der Fovea centralis geht, als Blicklinie und die durch die Blicklinie gedachte Ebene als Blickebene.

Stehen beide Augenaxen parallel und sagittal, sodaß die Queraxen in einer geraden Linie liegen, so haben wir diejenige Stellung, von der aus wir Bewegungen machen können, ohne daß eine Drehung der Augen um ihre Sehaxen erfolgt, deshalb heißt sie auch Primärstellung der Augen. Aus dieser Stellung kommen, ohne Veränderung der Blickebene, durch einfache Drehung um die Höhenaxe die seitlichen Abweichungen der Augen lateral- oder medianwärts (Konvergenz- und Divergenzbewegungen der Sehaxen) zu stande, ebenso durch Drehung um die Queraxe die Erhebung und Senkung der Blicklinie. Man bezeichnet diese Bewegungen um die Höhen- und Queraxe als Sekundärstellung der Augen. Geschehen mit den Drehungen um die Axen der Aequatorialebene zugleich Drehungen um die Sehaxe im Sinne des Uhrzeigers oder in entgegengesetzter Richtung, also Veränderungen der Blickebene, so sind dies die Tertiärstellungen. Man bezeichnet diese Drehungen um die Sehaxe auch als „Raddrehungen".

Die Augenmuskeln, die mit Ausnahme des Obliq. inf. an der Spitze der pyramidalen Augenhöhle rings um das Foramen opticum entspringen und sich an die Sclerotica 7—8 mm vom Hornhautrande entfernt ansetzen, bilden drei Paare antagonistischer Muskeln und zwar M. rectus sup. und inf., obliquus sup. und inf., rectus int. (medialis) und ext. (lateralis). Genau genommen sind freilich die Drehungsaxen zweier Muskeln eines Paares nicht ganz dieselben, die Muskeln wirken also auch nicht streng antagonistisch,

wovon aber der Einfachheit halber hier abgesehen werden soll. Wegen ihres schrägen Verlaufs von ihrem Ursprunge am Sehloch zum Augapfel dreht der Rectus sup. den Bulbus oder, was deutlicher und direkt zu beobachten ist, den Hornhautscheitel nach oben und etwas nach innen (nasalwärts), der Rectus inf. nach unten und etwas nach innen. Der Obliq. inf. wickelt sich, das Auge von innen und unten nach oben und außen umgreifend, beinahe um das Auge herum: er dreht das Auge nach oben und etwas nach außen (temporalwärts), der

Fig. 128.



Wirkung der einzelnen Muskeln des linken Auges nach E. Hering.

Obliq. sup., dessen Sehne erst durch die Rolle am obersten nasalen Augenhöhlenwinkel tritt und dann schief nach hinten und außen verläuft, nach unten und etwas nach außen. Der Rectus ext. dreht das Auge nach außen, der Rectus int., der sich etwas näher dem Hornhautrande ansetzt, nach innen. (Von einer geringen gleichzeitigen Bewegung nach oben, die wegen der Neigung der Drehungsaxe gegen die senkrechte [Höhenaxe] zu stande kommt, ist hier abgesehen.) Daraus folgt, daß zur senkrechten Erhebung der Blicklinie der Rect. sup. und Obliq. inf. und zur senkrechten Senkung Rect. inf. und Obliq. sup. zusammenwirken müssen. Die seitlichen Abweichungen der Blick-

linie nasal- resp. temporalwärts bewerkstelligt der Rectus int. bezw. ext.

Fig. 128 versinnlicht nach Hering annähernd die Bahnen, welche die Blicklinie des linken Auges auf einer zur Primärstellung senkrechten und um die Strecke dd vom Drehpunkte abstehenden Ebene beschreiben müßte, wenn das Auge um eine der drei Axen (Höhen-, Quer-, Sehaxe) gedreht würde. Am Ende jeder Blickebene ist durch einen verdickten Strich die Lage des horizontalen Augenmeridians am Ende der Bewegung angegeben. Die Länge jeder Bahn entspricht einer Drehung um 50°, die Zahlen geben die Größe der erfolgten Drehung an.

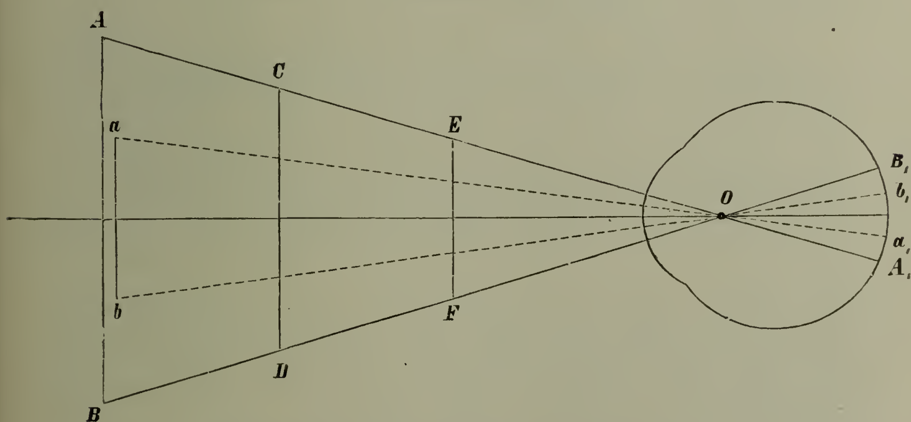
Direktes Sehen. Wollen wir ein Objekt möglichst scharf sehen, „fixieren", so wenden wir unwillkürlich die Augen so, daß die Netzhautbildchen auf die Foveae centrales fallen; man kann sich davon bei einem ein Objekt scharf fixierenden Auge durch Betrachtung desselben mit dem Augenspiegel überzeugen (S. 603), Beim Fixieren eines Gegenstandes schneiden sich beide Sehaxen im Fixationspunkte; der so von den Sehaxen gebildete Winkel heißt Konvergenzwinkel. Derselbe wird um so kleiner, je entfernter der Gegenstand ist. Blickt man in unendliche Ferne, so stehen die Sehachsen parallel, der Konvergenzwinkel ist = 0. Die Akkommodation des Auges hält gleichen Schritt mit dem Konvergenzwinkel. Beim Fixieren stellen wir nicht allein die Sehachsen so, daß das Objekt sich auf beiden Foveae abbildet, sondern wir akkommodieren zugleich so, daß das Objekt ein deutliches Bild auf den Foveae entwirft; es besteht somit zwischen dem Rectus med. und lat., die den Konvergenzwinkel beherrschen, indem jener die Augenachsen konvergent, dieser sie divergent, ja parallel zu machen strebt, und dem Mechanismus der Akkommodation eine Assoziation. Sobald wir beim Fixieren unendlich entfernter Objekte die Augenachsen parallel stellen, bleibt der Akkommodationsapparat in Ruhe. Indes ist diese Verknüpfung zwischen Konvergenz und Akkommodation keine unauflösliche. Man kann bei einem bestimmten Konvergenzgrad den Akkommodationsgrad innerhalb gewisser Grenzen verändern und umgekehrt. Da zugleich mit der Akkommodation auch Pupillenverengerung verbunden ist, so werden jedesmal, wenn wir die Augenachsen nasalwärts drehen, d. h. den Konvergenzwinkel kleiner machen, auch die Pupillen enger. Es besteht also eine Assoziation zwischen der beiderseitigen Tätigkeit des Tensor chorioideae (S. 591), Rectus med. und Sphincter pupillae, die auf einer innigen zentralen Verknüpfung der Neuronzellen der zu ihnen tretenden Fasern des Oculomotorius beruht. Vermöge eigentümlicher Innervationseinrichtungen für beide Augen können beide zu gleicher Zeit nur gehoben oder gesenkt, nicht aber gleichzeitig das eine gehoben und das andere gesenkt werden; stets müssen beide Sehachsen (oder Visierlinien) in einer Ebene (Visierebene) liegen. Ebenso wenig können beide Sehachsen divergent gemacht werden, es herrscht somit auch eine Assoziation zwischen dem Rectus lat. des einen und dem Rectus med. des anderen Auges.

Auch eine gleichzeitige Raddrehung beider Augen in entgegengesetzter Richtung ist ausgeschlossen. Pathologische Störungen dieser eigentümlichen Vorrichtungen führen zu abnormen Stellungen, die man als Strabismus, Schielen bezeichnet. Man unterscheidet Strabismus convergens, wobei auch beim Sehen in die Ferne die Sehachsen, anstatt parallel zu stehen, einander zugeneigt sind (S. 499), und Strabismus divergens, wobei die Sehachsen divergieren, also sich erst hinter den Augen schneiden würden (S. 499).

Indirekt nennt man das Sehen, wenn die Sehstrahlen von Objektpunkten auf peripherische Netzhautstellen fallen; man sieht dann weniger scharf als beim direkten Sehen. Dagegen ist nach Exner die Netzhautperipherie in hohem Maße befähigt Bewegungen von Objekten zu erkennen.

Sehwinkel. Wie schon bekannt, bilden sich auf der kugelschalenförmigen Netzhaut die leuchtenden Objekte flächenhaft ab, und zwar mit dem Vorzug gegenüber der photographischen Dunkelkammer, daß alle Teile dieses flächenhaften Bildes, die Mitte wie die Seitenteile, gleich deutlich entworfen werden (S. 598). Es kann somit die Ausdehnung eines Objektes nach Höhe und Breite aus der Höhe und Breite seines Bildes beurteilt werden. Die scheinbare Größe des Bildes (Fig. 129) auf der Netzhaut ist vom Sehwinkel abhängig, demjenigen Winkel, welchen die von den äußersten Punkten des leuchtenden Objekts z. B. AB durch den Knotenpunkt O des Auges gezogenen Richtungsstrahlen AOA_1 und BOB_1 mit einander bilden. Nun können aber bei gleichem

Fig. 129.



Schätzung der Größe und Entfernung aus dem Sehwinkel.

Sehwinkel die Gegenstände, welche ein gleich großes Bild auf der Netzhaut entwerfen, eine je nach der Entfernung, in der sie sich vom Auge befinden, verschiedene wirkliche Größe besitzen. Sowohl AB als CD als EF entwerfen auf der Netzhaut ein gleich großes

Bild B_1A_1. Dagegen entwirft a b, obgleich genau so groß als EF, auf der Netzhaut ein kleineres Bild als EF, $B_1A_1 > b_1a_1$, und zwar verhält sich die Größe des Netzhautbildes bei gleich großen Objekten umgekehrt proportional deren Entfernung vom Auge. Es fragt sich nun, welchen Anhaltspunkt haben wir zur Beurteilung des Abstandes leuchtender Objekte vom Auge, oder mit anderen Worten, wie erkennen wir beim Sehen mit nur einem Auge neben der Größe und Breite auch die dritte Dimension, die Tiefe? Sind die gesehenen Gegenstände, z. B. Menschen, Tiere, Bäume etc. in ihrer absoluten und ihrer scheinbaren Größe (d. h. der Größe ihres Netzhautbildes bei mittlerem Abstande vom Auge) uns bekannt, so reicht dies aus, die Entfernung der resp. Gegenstände abzuschätzen; denn je näher der Gegenstand dem Auge ist, desto größer ist das Netzhautbild, und je entfernter, desto kleiner.

Die Abnahme der scheinbaren Größe, die perspektivische Verkürzung eines Objektes mit zunehmender Entfernung vom Auge, wird in gleicher Weise bei der flächenhaften Darstellung der Malerei zur Anschauung und Versinnlichung der Tiefendimension verwertet. Ein einziges Auge kann aber die Entfernung eines Gegenstandes, wenn auch nur unsicher und innerhalb weiter Grenzen, abschätzen, ohne dessen absolute Größe zu kennen. Aus den verschiedenen Färbungen, welche Gegenstände annehmen, wenn sie durch verschiedene Luftschichten hindurch ihre Strahlen gehen lassen, aus der sog. Luftperspektive, ziehen wir einen Schluß auf die Entfernung derselben. Handelt es sich um unendlich entfernte Objekte, so helfen wir uns durch kleine Bewegungen des Kopfes. Je nach der Größe, um welche sich bei Bewegung des Kopfes, also auch bei indirekter Bewegung des Auges das Bild des Objektes gegen andere gleichzeitig gesehene verschiebt, beurteilen wir, welches von den Objekten das nähere ist.

In größerer Nähe, wo zum Zweck des deutlichen Sehens der Akkommodationsapparat in Tätigkeit gesetzt wird und zwar um so stärker, je näher der Gegenstand, wird das Auge sich des Muskelgefühls bei der Akkommodation bewußt und schließt aus der Größe der Anstrengung, die der Akkommodationsmuskel machen muß, um ein deutliches Bild auf der Netzhaut entstehen zu lassen, ob ein Objekt dem Auge näher oder entfernter ist als ein anderes. Da indes für die Akkommodation über mäßige Entfernungen hinaus nur ein geringer Unterschied besteht, ist dies Hilfsmittel für größere Entfernungen kaum von Nutzen.

Aus der Schätzung der Entfernung, also der Tiefendimension gelangen wir auch beim Sehen mit einem Auge im Verein mit den durch das Netzhautbild selbst gegebenen beiden anderen Dimensionen der Objekte, Größe und Breite, zur Kenntnis des Raumes. Man bezeichnet diese Fähigkeit des Auges, die drei Dimensionen der Objekte zu erkennen, wohl auch als Raumsinn der Augen.

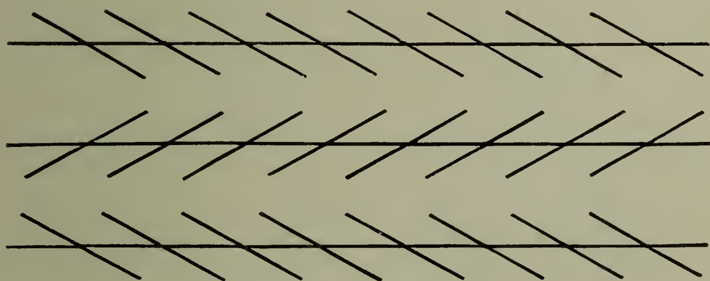
Binokulares Sehen. Aber diese Schätzung der Tiefendimension mit einem Auge ist nur eine indirekte und unterliegt großen Täuschungen. Bei weitem sicherer und schärfer wird die Fähigkeit der Erkennung des Raumes beim Sehen mit beiden

Augen. Beim Fixieren eines Gegenstandes schneiden sich die beiden Sehachsen im fixierten Punkte (S. 628), oder mit anderen Worten: wir verlegen die auf beiden Netzhäuten erhaltenen deutlichen Bildpunkte nach außen an den Ort, wo sich beide Sehachsen schneiden. Dadurch ist also die Entfernung des leuchtenden Punktes für unser Auge gegeben. Auch hier verwerten wir das Muskelgefühl, dessen wir uns bei der zum deutlichen Sehen erforderlichen Tätigkeit der den Konvergenzwinkel beherrschenden Mm. recti med. und des Akkommodationsapparates bewußt werden, zu einem Schluß über die absolute Entfernung des Gegenstandes. Da nun aber die Konvergenz der Sehachsen beim Fixieren sehr entfernter Gegenstände nur eine minimale Veränderung erfährt, ist die Schätzung der Entfernung im allgemeinen um so weniger genau, je weiter entfernt die leuchtenden Objekte sind.

Beim Betrachten naher Gegenstände bietet das Sehen mit zwei Augen ein wesentliches Mittel zur richtigen Schätzung der Entfernungen. Mit dem rechten Auge sehen wir einen nahen Gegenstand auf einen anderen Punkt des Hintergrundes projiziert als mit dem linken, und dieser Unterschied wird um so bedeutender, je näher der Gegenstand an das Auge heranrückt. Während es leicht ist, eine Nähnadel einzufädeln, so lange man mit beiden Augen sieht, ist dies äußerst schwierig, wenn man ein Auge schließt.

Die Schätzung der Lage im Raume, der Größe und Entfernung der Gegenstände wird allmälig durch die Erfahrung gewonnen und kann, wie alle

Fig. 130.



Zöllner's Liniensysteme.

Schätzungen, die wir auf Grund der Sinnesempfindungen machen, durch Uebung vervollkommnet werden. Indes unterliegen wir in dieser Hinsicht nicht selten großen Täuschungen, insbesondere wo es sich um einigermaßen größere Entfernungen handelt. Auch unsere Schätzung der Lage von Gegenständen ist unter Umständen selbst für sehr große Nähe täuschend. Zeichnet man drei einander genau parallele Linien (Fig. 130) aufs Papier, so genügt es, wie Zöllner (1860) beobachtet hat, die einzelnen Parallellinien mit kurzen schrägen, zu einander konvergierenden Strichen zu durchziehen, um sofort den Eindruck zu erhalten, als wären die vorher parallelen Linien nunmehr kon- resp. divergent. Zu dieser falschen Schätzung werden wir jedenfalls durch die Schräglinien veranlaßt, denn blickt man nahezu parallel zur Ebene der Fig. 130, so

tritt der täuschende Einfluß der Schräglinien zurück und der Parallelismus der langen Geraden hervor.

Einfach- und Doppelsehen. Jedesmal, wenn wir (Fig. 131) einen nahen Gegenstand B deutlich (und einfach) sehen, erscheinen uns entfernte Gegenstände, wie A, doppelt und undeutlich; wir sehen zu beiden Seiten von B noch A undeutlich, etwa wie A_1 und A_2; und jedesmal, wenn wir (Fig. 132) einen entfernten Gegenstand A scharf sehen, erscheint uns ein naher Gegenstand B doppelt und undeutlich, wie B_1 und B_2. Es kann dies offenbar nur dadurch geschehen, daß die Erregungen bestimmter zusammengehöriger Punkte beider Netzhäute in der Psyche mit einander einheitlich verschmelzen. Solche Stellen in beiden Netzhäuten, welche die Eigenschaft haben, daß die auf ihnen stattfindenden Eindrücke mit einander einheitlich verschmelzen, nennt man identische, besser korrespondierende Netzhautstellen (Kepler 1611).

Fig. 131.

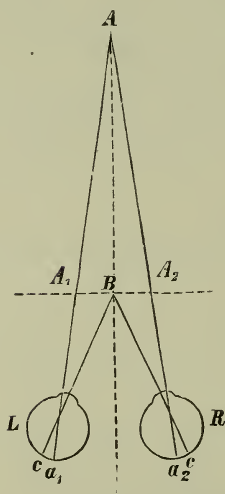
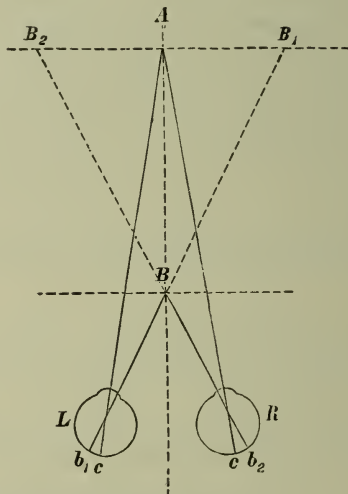


Fig. 132.



Doppelsehen mit nichtkorrespondierenden Netzhautstellen.

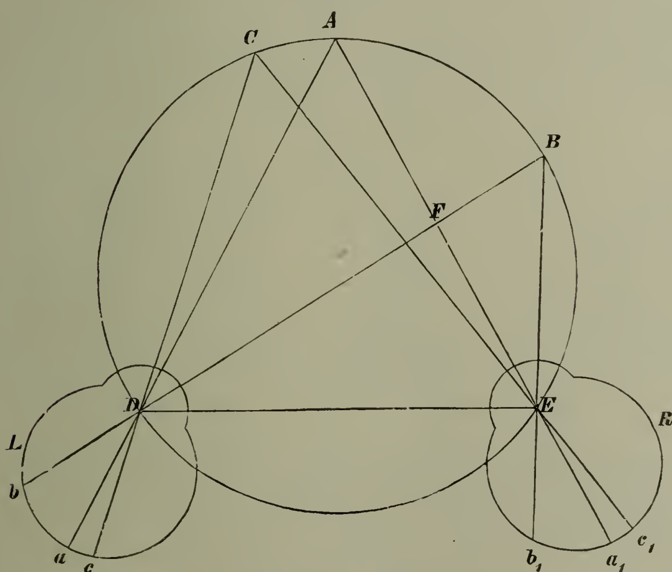
Es ergibt sich nun, daß alle diejenigen Punkte beider Netzhäute korrespondieren, welche von den Stellen des deutlichsten Sehens, der Fovea centralis aus symmetrisch gelegen sind. Legt man also zwei Netzhäute mit ihren Stellen des deutlichsten Sehens (Zentralgrübchen) genau aufeinander, so sind alle sich deckenden Netzhautpunkte identisch. In Fig. 131 liegt a_1 rechts, a_2 links von c, den Punkten deutlichsten Sehens, sie korrespondieren also nicht, daher sehen wir A doppelt; ebenso liegt in Fig. 132 b_1 links, b_2 rechts von c, den Punkten deutlichsten Sehens, also korrespondieren sie ebenfalls nicht, und deshalb sehen wir B doppelt. Weil die Eintrittstelle des Sehnerven nicht auf

symmetrischen Punkten von der Fovea centralis liegt, ergänzen sich die beiden Augen für den blinden Fleck. Der Inbegriff aller der Punkte im Raume, welche bei einer bestimmten Augenstellung (z. B. konvergenter Sekundärstellung [S. 628]) einheitlich gesehen werden können, heißt Horopter (Fig. 133) d. i. Sehgrenze.

Daß die sich deckenden Punkte, wenn man die beiden Netzhäute aufeinanderlegt, korrespondierend sind, stimmt genau genommen nicht, auch abgesehen davon, daß die Retinae nicht genaue Kugelflächen sind. Fallen nämlich die beiden horizontalen Meridiane zusammen, so konvergieren die scheinbar vertikalen Meridiane in den meisten Augen etwas nach unten.

Der Horopter des Menschen setzt sich nach Joh. Müller zusammen aus einem Kreis, der durch den Fixierpunkt und zugleich durch die Knotenpunkte D und E beider Augen geht, und der Vertikalen, welche im Fixierpunkt senkrecht auf die Kreisfläche errichtet wird. Es läßt sich zeigen, daß alle Punkte des Umfangs dieses Kreises sich auf korrespondierenden Netzhautstellen abbilden. Es sind nämlich die Winkel CDA und CEA gleich als über demselben Kreisbogen CA errichtete Peripheriewinkel. Da nun cDa und c_1Ea_1 die zugehörigen Scheitelwinkel sind, so sind auch diese einander gleich, folglich ist $ac = a_1c_1$. Ebenso sind die Winkel CDB und CEB einander gleich als Peripheriewinkel, folglich auch die zugehörigen Scheitelwinkel bDc und b_1Ec_1, somit $bc = b_1c_1$,

Fig. 133.



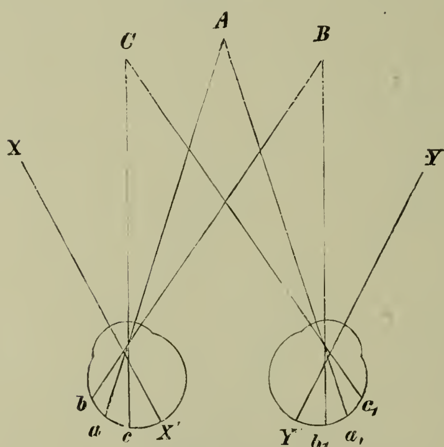
Horopterkreis des Menschen.

also sind a und a_1, b und b_1, c und c_1 korrespondierende Netzhautpunkte. Befindet sich der Fixationspunkt dagegen in der Unendlichkeit, so daß die beiden Sehaxen einander parallel und geradeaus gerichtet sind, wie bei der Primär-

stellung der Augen, so liegt die Horopterebene nach Helmholtz etwa $1^2/_3$ m unter der Visierebene; es bildet dann der Fußboden die Horopterfläche.

Die Stellung der Augen zueinander variiert in der Tierwelt innerhalb weiter Grenzen. Schon von Johannes Müller (1826) liegen Untersuchungen über die Divergenz der Sehaxen bei den Tieren vor, welche 50 Jahre später von Großmann und Mayerhausen erweitert worden sind. Die Augenaxen des Menschen laufen so gut wie parallel, so daß die Ebenen der Augenhöhlenränder einen Winkel von fast 180° bilden, ähnlich ist es beim Orang-Utan, während beim Pavian (Cynocephalus) die Orbitalrandebenen nur einen Winkel von 155° bilden, die Augenaxen also um 25° divergieren. Beim Wolf und bei der Katze ist schon eine Divergenz der (nach vorn verlängert gedachten) Augenaxen von 40 resp. 45° vorhanden (die Ebenen der Augenhöhlenränder stehen hier um 80 resp. 110° gegeneinander), noch beträchtlicher bei Hunden (56°), besonders bei Bulldoggen, weiter nimmt die Divergenz der Augenaxen gradatim beim Schwein (60—70°), Schaf (90°), Rind (100°), Pferd (120°) zu, beim Kaninchen beträgt der Divergenzwinkel 150—170° (der Winkel der Ebenen der Augenhöhlenränder 30—50°). Noch weiter herab in der Tierreihe stehen die Augen seitlich, dann kann ein Objekt mit beiden Augen nicht mehr gleichzeitig gesehen werden. Entsprechend der abnehmenden Divergenz der Augenaxen nimmt die Größe des beiden Augen gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes vom Menschen bis zum Kaninchen herunter mehr und mehr ab. Bei seitlich stehenden Augen können sich die Augenaxen gegen den fixierten Punkt nicht mehr schneiden. Die Stelle des deutlichsten Sehens liegt immer an der Außenseite der Netzhaut, und zwar desto mehr temporalwärts, je mehr die Augen divergieren. Betrachten Tiere (Fig. 134 entspricht den Augen des Hundes), einen Gegenstand A, der in der Richtung der Axe des Körpers liegt, so fällt das Bild desselben in beiden Augen auf den äußeren Teil der Netzhaut, wie a und a_1, diese Stellen müssen identisch sein. Die Sehaxen Aa und Aa_1 sind hier nicht identisch mit den Augenaxen XX^1 und YY^1. Soll ferner das vor ihnen liegende Objekt B einfach gesehen werden, so muß b und b_1 wieder identisch sein, und ebenso gilt dies für Objekt C. Es liegen von den Stellen des deutlichsten Sehens a und a_1 aus die korrespondierenden Punkte b und b_1, c und c_1 auch symmetrisch. Legt man zwei Netzhäute solch divergenter Augen mit ihren Stellen des deutlichsten Sehens genau aufeinader, so fallen auch die identischen Punkte zu-

Fig. 134.

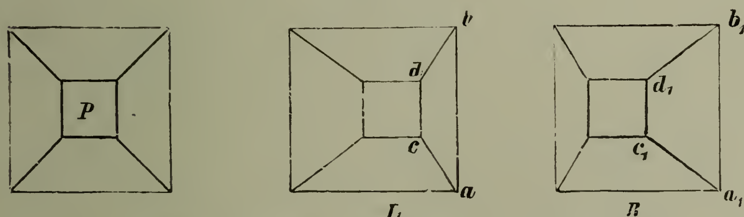


Horopter der Tiere.

sammen. Durch passende Spiegel hat R. du Bois Reymond in seiner Tierbrille das Sehen von Tieren mit divergenten Blickachsen nachgeahmt.

Körperliches Sehen. Für punktförmige, lineare und flächenhafte Objekte kann man einfach verstehen, daß beim Fixieren derselben alle Punkte des leuchtenden Objektes auf korrespondierende Netzhautstellen fallen, also ganz kongruente Netzhautbilder entworfen werden und dadurch vermöge dieser anatomischen Einrichtungen die Eindrücke beider Augen an eine und dieselbe Stelle des Raumes, nämlich in den Schnittpunkt der Richtungstrahlen beider Augen projiziert werden, sodaß auf diese Weise die Verschmelzung beider Eindrücke zu einem einheitlichen zu Stande kommt. Anders ist es aber, wenn es sich um körperliche Objekte handelt. Vermöge der verschiedenen Stellung, welche beide Augen im Kopf einnehmen, betrachtet jedes Auge einen Körper, so zu sagen, von einem anderen Standpunkte aus, daher beide Augen von den körperlichen Objekten ein verschiedenes perspektivisches Bild erhalten. Betrachten wir z. B. eine abgestumpfte Pyramide (Fig. 135), die mit der abgestumpften Fläche uns zugewandt ist, so hat das rechte Auge auf die rechte Seite des Objektes eine stärkere Aufsicht, das linke auf die linke Seite. Das rechte Auge erhält daher ein Bild wie R, das linke wie L. Offenbar können hier bei der Inkongruenz beider Netzhautbilder entweder allein die Bilder der Grundfläche auf korrespondierende Netzhautstellen fallen, dann erscheint die vordere abgestumpfte Fläche doppelt, oder letztere fallen auf korrespondierende Netzhautstellen, dann erscheinen die Grundflächen doppelt. Dennoch verschmelzen

Fig. 135.

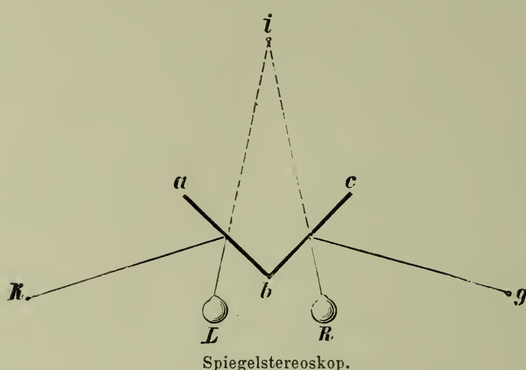


Ansicht der Pyramide P für das rechte und linke Auge.

beide inkongruenten Bilder zu einem einheitlichen körperlichen Eindruck. Wie ist dies zu erklären? Wheatstone (1833) kam auf den glücklichen Gedanken, von einem körperlichen Objekt zwei verschiedene Abbildungen herzustellen, genau so, wie sie der Ansicht entsprechen, die jedes der beiden Augen von dem Objekt erhält. Dieser Gedanke führte ihn zur Konstruktion seines Spiegelstereoskops (Fig. 136).

Schaut man mit dem linken Auge L in einen Planspiegel a b und mit dem rechten R in einen zweiten Spiegel b c (die beiden Spiegel sind recht-

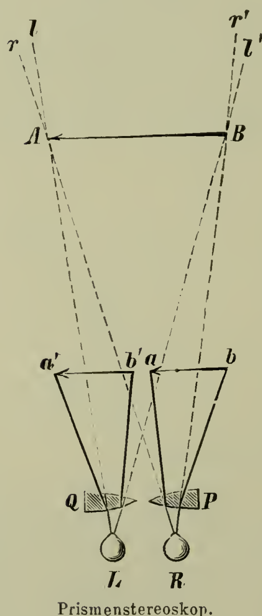
Fig. 136.



Spiegelstereoskop.

winklig gegen einander geneigt und ihre Ebenen stehen vertikal), und bringt man seitlich von den Spiegeln die beiden Zeichnungen an, welche der Ansicht eines Körpers, von je einem Auge aus gesehen, entsprechen (in der Figur die Punkte g und k), so daß diese von den Spiegeln reflektiert ins Auge des Beobachters gelangen, so werden dieselben in der Richtung der ins Auge reflektierten Strahlen hinter den Spiegel nach i projiziert. Mit einfachen Linien kann man so die Täuschung plastischer Objekte hervorrufen. Brewster (1843) hat dann die Planspiegel durch zwei prismatische Gläser P und Q, Fig. 137, ersetzt; die den Ansichten beider Augen entsprechenden Zeichnungen (die Pfeile a b und a′ b′) sind von einander getrennt angebracht. Die von den Objektpunkten a b und a′ b′ ausgehenden Lichtstrahlen (durch ausgezogene Linien dargestellt) werden durch die Prismen P und Q so gebrochen, dass sie dem Auge in der Richtung der gestrichelten Linien herzukommen scheinen; sie werden daher in AB vereinigt, wohin jedes Auge das in ihm entworfene Bild projiziert, und so verschmelzen beide Eindrücke zu einem körperlichen. Statt der Prismen benutzt man zweckmäßiger nach Helmholtz zentrierte Konvexlinsen von 12 resp. 18 cm Brennweite. Die Prismen- und Linsenstereoskope haben die Spiegelstereoskope vollständig verdrängt. Frick hat weiter gefunden, daß es zur Erreichung des stereoskopischen Eindrucks genügt, wenn die der Aufsicht jedes Auges entsprechenden perspektivischen Zeichnungen durch eine vertikale Scheidewand so getrennt werden, daß jedes Auge nur auf die ihm zugehörige Zeichnung blicken kann. Alsdann verschmelzen die in jedem Auge zu stande kommenden Bilder zu einem einheitlichen und körperlichen Bilde. Ebenso erhält man einen körperlichen Eindruck, wenn man zwei flächenhafte perspektivisch etwas von einander verschiedene übereinander gedruckte Bilder desselben Objektes, deren eines in rot, das andere in blaugrün gezeichnet ist, durch eine Brille

Fig. 137.



Prismenstereoskop.

mit einem roten und einem blaugrünen Glas betrachtet. Dann sieht das eine Auge durch das rote Glas nur das rote, das andere Auge durch das blaugrüne Glas nur nur das blaugrüne, jedes also ein perspektivisch etwas verschiedenes Bild.

Bei sehr entfernten Objekten (Landschaften) ist der Abstand der Augen zu klein, um noch zwei verschiedene Bilder und damit einen körperlichen Eindruck zu erhalten. Im Telestereoskop von Helmholtz wird durch geeignete Spiegel der Abstand künstlich vergrössert, so daß nun der Horizont plastisch erscheint. Aehnlich wirkt das Relieffernrohr von Zeiss.

Wenn also inkongruente Netzhautbilder im Bewußtsein trotzdem zu einem einheitlichen Bilde vereinigt werden, so hat man zugleich den Eindruck des Körperlichen. Sind umgekehrt körperliche Objekte vom Auge so weit entfernt, daß beide Augen beim Fixieren derselben kein unter einander verschiedenes Bild erhalten, so erzeugen sie in uns nur den Eindruck des Flächenhaften, so die Sterne, der Mond.

Zur Erklärung des stereoskopischen Sehens hat Brücke die Theorie aufgestellt, daß die beiden Augenachsen beständig hin und her schwanken zwischen derjenigen Stellung, welche nötig ist, um z. B. in Fig. 135, die vordere abgestumpfte Fläche, und derjenigen, welche nötig ist, um die Grundfläche der Pyramide einfach und deutlich zu sehen; durch diese Wanderung des Blickpunktes soll der Körper gewissermaßen mittelst der Augenachsen abgetastet werden; man erhält kurz hinter einander den Eindruck der Grundfläche und der abgestumpften (vorderen) Fläche und kombiniert beide auf Grund eines unbewußten Schlusses zur Pyramide. Indes hat Dove gezeigt, daß man auch beim Lichte des elektrischen Funkens stereoskopisch sehen kann; nun dauert aber der elektrische Funken nach Wheatstone nur etwa 1 Millionstel einer Sekunde, während doch das Auge zur kleinsten Bewegung, also zum einmaligen Hin- und Herschwanken nach Volkmann etwa 0·7 Sek. braucht. Uebrigens können nach Engelmann auch noch Nachbilder stereoskopischer Zeichnungen zu einem körperlichen Eindruck verschmolzen werden. Folglich kann ein Hin- und Herschwanken der Augenachsen zur Erklärung des körperlichen Sehens nicht angenommen werden. Wahrscheinlich hat man sich die Sache so vorzustellen: Dadurch, daß wir fortwährend Körper sehen, welche beiden Augen verschiedene Bilder darbieten, dadurch, daß wir mittels der Hautempfindungen und -Wahrnehmungen, des sog. Tastsinnes, die Gewißheit erlangen, daß diese unter einander verschiedenen Bilder nur durch einen Körper hervorgebracht werden, sind unsere Augen auf dem Wege der Erfahrung und der Gewöhnung gewissermaßen dazu erzogen, die beiden Bilder, die ein Körper darbietet, zu einem einfachen Bilde zu vereinigen, obschon durch keine unbedingte physiologische Notwendigkeit oder anatomische Einrichtung diese Verschmelzung beider Bilder zu einem bedingt ist, vielmehr ist es ein psychischer Vorgang, der den doppelten Eindruck zu einem einfachen und einheitlichen vereinigt.

Werden zwei genau gleiche flächenhafte Bilder mit dem Stereoskop betrachtet, so erhält man natürlich den Eindruck eines flächenhaften Objektes. Zeigt aber das eine Bild an irgend einer Stelle eine Abweichung von dem anderen Bilde, so erhält man an dieser Stelle den plastischen Eindruck einer Tiefenverschiebung, eines Hervortretens oder Zurücktretens gegen die übrige Fläche. Daher kann man mit Hülfe des Stereoskops sonst unmerkliche Verschiedenheiten zweier flächenhaften Zeichnungen (z. B. zwischen echten und falschen Banknoten) sofort feststellen.

Ebenso wie die Wahrnehmung der Tiefendimension hängt das Urteil über Konvexität und Konkavität vom stereoskopischen Sehen ab. Gehen wir wieder auf die abgestumpfte Pyramide (Fig. 133) zurück, so erscheint bei der dort gezeichneten Perspektive die abgestumpfte Fläche uns näher zu sein als die Grundfläche. Vertauschen wir beide Zeichnungen, so daß nunmehr das rechte Auge die für das linke bestimmte Abbildung (L) erhält und umgekehrt, so erscheint uns nun die abgestumpfte Fläche vom Auge weiter entfernt, als die Grundfläche. Wir erhalten dadurch den plastischen Eindruck, als wäre die Pyramide hohl und wir sähen in eine abgestumpfte hohle Pyramide hinein. In der Tat entspricht auch die perspektivische Ansicht, welche z. B. das linke Auge von einer hohlen abgestumpften Pyramide erhält, dem Bilde, welches das rechte Auge von einer massiven Pyramide erhält, und umgekehrt. Eine solche durch Verwechslung zweier stereoskopischer Bilder hervorgerufene optische Täuschung nennt Wheatstone (1852) eine „pseudoskopische"; er hat auch ein Apparat konstruiert, „Pseudoskop", in dem durch Prismareflexion das Bild für jedes Auge vertauscht werden kann.

Da wir gewöhnlich mit beiden Augen sehen und beide verschiedene Richtung haben, so erscheint dieselbe Stelle eines spiegelnden Gegenstandes dem einen Auge häufig hell, während sie dem anderen dunkel erscheint. Es decken sich nämlich an der glänzenden Stelle hell und dunkel. Zur künstlichen Erzeugung des Glanzes reicht es, wie Dove (1850) gezeigt hat, aus, an einer stereoskopischen Zeichnung die eine Hälfte schwarz zu bemalen, während die andere weiß bleibt; man sieht alsdann eine glänzende Fläche. Die Abwechslung von Hell und Dunkel in zwei stereoskopischen Bildern führt also zur Empfindung des Glanzes. Ebenso erhält man den Eindruck des Glanzes, wenn von zwei stereoskopischen Bildern das eine rot, des andere blau ist.

Wettstreit der Sehfelder. Hält man vor dem einen Auge ein rotes, vor dem anderen ein blaues Glas, so findet, wenn man ins Helle sieht, ein Wettstreit der Sehfelder statt. Man sieht das Sehfeld mit Fetzen bedeckt, von denen die einen rot, die andern blau erscheinen. Die Fetzen und Flecke im Sehfelde wechseln vielfach ihre Farbe, bis nach eingetretener Ermüdung der Netzhaut ein unbestimmtes Grau vor den Augen schwebt. Die Empfindung des Glanzes kann man sich auch erzeugt denken durch den Wettstreit der Sehfelder, wobei die entsprechenden Stellen bald hell, bald dunkel erscheinen. Dieser Wettstreit der Sehfelder liefert einen Beweis dafür, daß beide Gesichtsfelder unabhängig von einander für sich wahrgenommen werden und daß die Vereinigung beider zu einem einzigen Gesichtsfelde erst auf einer psychischen Tätigkeit beruht.

Vernachlässigung der Doppelbilder. Zu einem einfachen Bild werden nur diejenigen Bilder vereinigt, welche auf korrespondierenden Netz-

hautpunkten entworfen werden. Nun ist aber der Inbegriff aller korrespondierenden Netzhautpunkte ein sehr beschränkter; es muß sich also von den zahlreichen im Raum vorhandenen Gegenständen, die in unserem Gesichtsfelde liegen, ein Teil auf nicht korrespondierenden Netzhautstellen abbilden und Doppelbilder geben. Der hauptsächlichste Grund für die Vernachlässigung dieser Doppelbilder liegt wohl darin, daß die beim Fixieren sich auf den Foveae centrales scharf abbildenden Objekte auf korrespondierende Netzhautstellen fallen, also einfache Bilder geben. Die Bilder dieser einfach und scharf gesehenen Gegenstände rufen in uns eine stärkere Gesichtsempfindung hervor, als die im übrigen Sehfelde sich undeutlich oder verschwommen abbildenden; daher richtet sich auch die Aufmerksamkeit, welche für die Gesichtswahrnehmungen einen wesentlichen Faktor abgibt, vorzüglich auf die deutlichen und scharfen Bilder der Foveae. Auch hier kommt die Gewöhnung als ein nicht zu unterschätzendes Moment hinzu, insofern sie in erster Linie dazu beiträgt, jene wenig scharfen Doppelbilder ganz zu vernachlässigen und die Intention stets nur auf die scharfen, zu einem gemeinsamen Eindruck verschmelzenden Bilder der Foveae zu richten.

Gegenseitige Unterstützung beider Augen beim binokularen Sehen. Des blinden Flecks an der Eintrittstelle des Opticus in die Netzhaut werden wir uns, wie schon angeführt (S. 607), deshalb nicht bewußt, weil beide auf unsymmetrischen Stellen der Netzhaut liegen, nämlich beide nasalwärts vom gelben Fleck; es entsprechen also dem blinden Fleck in dem einen Auge lichtempfindliche Teile in dem anderen und umgekehrt. Ebenso ergänzen sich pathologisch funktionsunfähige Stellen der einen Netzhaut oder bisweilen solche Stellen, welche infolge einer bestehenden Trübung der Augenmedien (Linse oder Glaskörper) von den Strahlen eines leuchtenden Objektes nicht getroffen werden können, durch die korrespondierenden Stellen der anderen Netzhaut; daher mitunter erst nach Schließung des anderen Auges und durch besondere Hilfsmittel sich der Defekt im Gesichtsfelde erkennen läßt.

Schutz- und Hilfsapparate des Auges.

Der Augapfel ist an seinem vorderen Kugelsegment, mit dem er frei zu Tage liegt, zur Wahrung vor äußeren Schädlichkeiten mit Schutzapparaten umgeben, den Augenlidern und Augenbrauen. Den Schluß der Augenlider besorgt der vom N. facialis versorgte M. orbicularis palpebrarum (beim oberen Augenlid auch die Schwere), die Oeffnung bewirkt für das obere Augenlid der vom N. oculomotorius versorgte M. levator palpebrae sup.; das untere öffnet sich ohne jede Muskelwirkung, es sinkt, wofern der Orbicularis erschlafft, einfach durch seine Schwere herab. Oeffnung und Schluß der Augenlider wechseln bei Menschen und Tieren sehr häufig, es entsteht dadurch der sog. Lidschlag, das Blinzeln. Beim Lidschlag handelt es sich nicht sowohl um eine Orbicularis-kontraktion, als um Erschlaffung des Levator und Tätigkeit peri- und epitarsaler Lidmuskelfasern. Zu den beiden Augenlidern gesellt sich bei einer Reihe von Tieren die halbmondförmige Membrana nictitans oder die Nickhaut, eine Duplikatur der Konjunktiva, welche bei dem Menschen und den Affen nur rudimentär als Plica semilunaris vorhanden, bei anderen Säugetieren, z.B. Kaninchen, ziemlich ausgebildet ist und einen Knorpel enthält. In noch

größerer Entwicklung erscheint sie bei Vögeln und Reptilien; bei Vögeln und Fröschen ist sie durchscheinend. Der Schluß der Augenlider kann willkürlich erfolgen; meist geschieht er unwillkürlich, wie im Schlaf, oder auf reflektorischem Wege (S. 467) bei Berührung der Augenbindehaut, sowie der den Tasthaaren (S. 540) vergleichbaren Wimperhaare. Bei sehr intensiver Reizung der Netzhaut durch grelles Licht schützt das Zusammenkneifen der Augenlider uns davor, geblendet zu werden (S. 613)

Die der Außenwelt zugewandte durchsichtige Wölbung des Augapfels, die Hornhaut wird durch die Tränenorgane bespült und gereinigt. Die im oberen äußeren Teil der Augenhöhle in der Tiefe gelegenen Tränendrüsen (eine größere und eine kleinere in jeder Augenhöhle) ergießen ihr Sekret (S. 265) durch feine Ausführungsgänge (10 an der Zahl) in der Nähe der Uebergangsfalte der Konjunktiva des oberen Lides über dem äußeren Augenwinkel. Durch den Schlag der Lider wird die hier ergossene Tränenflüssigkeit über die vordere Fläche des Augapfels verbreitet. Die Befettung der unteren Lidränder mit dem Sekrete der Meibom'schen Drüsen verhindert das Ueberfließen der Tränen bis zu einem gewissen Grade. Bei jedem Schließen der Lidspalte wird die Tränenflüssigkeit durch die hintere (innere) Kante des Lidrandes vom Augapfel wieder abgewischt und in einem kleinen dreiseitigen Raum gesammelt, der nur im Momente des Kontaktes beider Augenlidränder existiert und „Tränenbach" heißt, weil in ihm die Tränen zum nasalen Augenwinkel strömen. Hier sammeln sich dann die Tränen im „Tränensee"; bei überreichlichem Zuströmen, wie dies allein beim Menschen infolge von Affekten (Schmerz, Freude, Aerger) vorkommt, fließen sie über die Wangen ab. Bei mäßiger Größe der Tränenabsonderung werden die Tränen durch die in den Tränensee eintauchenden, mit wulstigen Rändern umgebenen Oeffnungen, die „Tränenpunkte", wahrscheinlich vermöge der Kapillarität aufgesogen, gelangen so in die steifen Tränenröhrchen, weiterhin in den Tränensack und endlich in den häutigen Tränennasenkanal, der die Forsetzung des Tränensacks bildet und durch eine nach unten sich öffnende Klappe in den unteren Nasengang mündet. Ein Apparat, der die Tränen pumpend in die Nase befördert, ist nach Gad nicht vorhanden, wenn auch beim Lidschluß der Tränensack infolge der Anspannung des Lig. palpebrale int. sich erweitert; die Verengung des Tränensacks bei der Lidöffnung läßt einen Teil der Flüssigkeit durch die Tränenröhrchen in den Konjunktivalsack regurgitieren und ermöglicht so eine ausreichende Benetzung der Konjunktiva. Unter den Säugetieren fehlen die Tränenorgane nur den Cetaceen (Walfischen). Nach experimenteller Ausrottung oder krankhafter Verödung der Tränendrüsen kann die Konjunktivalschleimhaut, dank ihrer eigenen Sekretion, vikariierend den Flüssigkeitsbedarf zur Bespülung der Hornhaut annähernd liefern.

Von den Augenbrauen nimmt man an, daß sie den Zweck haben, den herabrinnenden Stirnschweiß abzudämmen.

Dritter Teil.

Die Fortpflanzung der Tiere.

Die Organismen sind in einem stetigen Wechsel ihrer Körpersubstanz begriffen; mit dem Ablauf der physikalisch-chemischen Prozesse, deren Gesamtheit in ihrer harmonischen Verkettung mit einander das Leben des Individuums ausmacht, ist ein unablässiger Zerfall ihres Körpersubstrates verbunden, zu dessen Ersatz die Organismen Stoffe von außen, die Nährstoffe, aufnehmen und sie in Leibessubstanz umsetzen, „assimilieren". So lange die Menge der aufgenommenen Stoffe die Ausgaben übersteigt, so lange also die Stoffbilanz eine positive ist, können die Organismen sich nicht nur auf ihrem Bestande erhalten, sondern sie können zunehmen, wachsen und Substanz ansetzen. Sobald dagegen die Stoffbilanz einen Fehlbetrag aufweist, nimmt das stoffliche Substrat der Organismen ab, es kommt damit zu einer Herabsetzung und Schwächung der Lebensprozesse, es stellen sich in den Funktionen des Organismus Störungen ein, „Altersveränderungen" der Gefäße, des Herzens, der Drüsen, der Nervenzellen, die progressiv zunehmen und, wenn sie eine gewisse Höhe erreicht haben, den Stillstand der tierischen Maschine herbeiführen. Dies sind in größter Allgemeinheit diejenigen Momente, welche die Vergänglichkeit der Individuen aller Lebewesen verständlich machen. Die Feststellung der Natur, der In- und Extensität der Störungen, welche zum Untergang der Individuen, zum „Tod" führen, also die physiologische Begründung des Todes für jeden einzelnen Fall ist noch ein Problem. Ebensowenig vermögen wir vor der Hand zu erklären, weshalb die Lebensdauer der verschiedenen Organismen bald nur für wenige Stunden oder Tage bemessen ist, bald über Jahrzehnte sich erstreckt und zuweilen selbst ein Jahrhundert überschreitet.

Nach den Ermittelungen von Weismann beträgt die maximale Lebensdauer beim Falk 162, Mensch 100—130, Geier und Rabe 110—118, Pferd und Bär 50, Löwe 35, Wildschwein 25, Schaf 15, Fuchs 14, Hase 10, Eichhorn und Maus 6 Jahre.

Urzeugung. Die Organismen würden als dem Tode verfallen die Erde wieder unbelebt zurücklassen, wenn nicht für die Fortpflanzung des Organismus oder besser der typischen Form des Individuums, der Art, durch die Zeugungs- und Fortpflanzungsprozesse gesorgt wäre. Bevor wir indes hierauf näher eingehen, erscheint es angemessen, die Frage zu ventilieren, ob denn die Entstehung aller Organismen an das Vorhandensein anderer gleicher Organismen geknüpft ist, oder ob denn nicht auch ohne Dazwischentreten von elterlichen Organismen einfach aus organischer Materie neue Organismen durch Neuschöpfung entstehen können? Diese vermutete Art von Fortpflanzung hat man als Urzeugung (generatio aequivoca s. spontanea, auch Abiogenesis) bezeichnet. Man hat die Urzeugung insbesondere für die Gärungs- und Fäulnispilze, für Infusorien und Eingeweidewürmer in Anspruch nehmen wollen, weil man die Entstehung der Pilze und Infusorien und ihre so rapide Vermehrung in pflanzlichen und tierischen Aufgüssen und ebenso das oft reichliche Vorkommen von Eingeweidewürmern im Innern des tierischen Körpers, zumal an Orten, die, wie die Blutgefäße und das Augeninnere, von außen her gar nicht zugänglich sind, nicht anders als durch Urzeugung erklären zu können vermeinte. Was zunächst die Pilze und Infusorien anlangt, so hat zuerst Ehrenberg (1838) gezeigt, daß, wo Infusorien auftreten, entweder bereits Keime in der. Flüssigkeit vorhanden gewesen oder durch die Luft zugetragen worden sind. Erhitzt man nach Schwann solche Aufgüsse in einer Flasche zum Sieden, sodaß alle organisierten pflanzlichen und tierischen Keime sicher zerstört werden, und läßt man dann nur solche Luft hinzu, welche vorher durch ein zum Glühen erhitztes Rohr streicht und dadurch von allen suspendierten Keimen befreit wird, so treten weder Pilze noch Infusorien auf, auch bleibt der Aufguß von Fäulnis verschont. Das Gleiche ist nach Ferd. Schultze der Fall, wenn man dem Aufguß nur Luft zuleitet, die vorher durch konzentrierte Schwefelsäure hindurchstreicht. Nach Schröder und v. Dusch kann man den Zutritt von Keimen der Luft einfach dadurch ausschließen, daß man das Gefäß, dessen Inhalt man durch längeres Kochen keimfrei gemacht hat, mit einem Baumwollenpfropf verschließt; die Baumwolle wirkt gewissermaßen wie ein außerordentlich feines Filter, fängt die Keime aus der Luft ab und läßt so nur keimfreie Luft zum Aufguß hindurch. Pasteur (1857) zeigte endlich, daß es schon genügt, der durch Erhitzen keimfreien Flüssigkeit die Luft durch schlangenartig gewundene Röhren zuzuführen, um Gärung und Fäulnis zu verhindern; es bleiben dann die mit der Luft hinzutretenden Keime an den tiefsten Stellen der Krümmungen des Rohres hängen und gelangen nicht in die Flüssigkeit hinein.

Wie aber die erste lebende Zelle sich gebildet, das steht dahin. Denn da die Erde ursprünglich eine feurige Kugel gewesen, konnte Leben auf ihr nicht bestanden haben. Manche glauben, daß nach erfolgter Abkühlung der Erde die erste lebende Zelle

von einem anderen Weltkörper her auf die Erde gelangt, also kosmischen Ursprungs sei (Thomson, Helmholtz).

Was die Eingeweidewürmer anlangt, so ist ihre Abstammung von Organismen unzweifelhaft, nur daß hier die jungen Tiere, die Embryonen, andere Formen besitzen, als die Eltern, und daß erst die Brut der Embryonen, die Individuen der dritten Generation wieder denen des ersten Gliedes, den Großeltern gleichartig werden; die Entozoën machen also eine höchst merkwürdige Metamorphose durch, die man nach Sars und Steenstrup (1842) als Generationswechsel oder Metagenesis bezeichnet. Mithin liegt für die Annahme der Urzeugung keine einzige unzweifelhafte Erfahrung vor.

Für den Generationswechsel gibt die Fortpflanzung der Bandwürmer ein anschauliches Beispiel. Der Bandwurm, der im Darm des Menschen wohnt (das Wohntier bezeichnet man auch als „Wirt“), Taenia solium, besteht aus dem Kopf und einer wechselnden Zahl von Gliedern: die letzten Glieder, „Proglottiden“, welche reife Eier enthalten, werden von Zeit zu Zeit abgestoßen und ausgeleert. Die aus den Eiern ausschlüpfenden Embryonen, die wesentlich von der Form der Eltern abweichen und „Larven“ heißen, müssen, um sich weiter zu entwickeln, in einen anderen Wirt hineingelangen. Werden sie z. B. vom Schwein verschluckt, so durchbohren sie die Darmwand, und sind sie an eine passende Körperstelle gelangt, so wandeln sie sich zu einem Blasenwurm, einer Finne (Cysticercus cellulosae) um, die sich durch Knospung weiter fortpflanzt. Wird sein „Wirt“, das Schwein, dann von einem Menschen verzehrt, so saugt sich die Finne an der Darmwand fest, wirft die Schwanzblase ab, setzt Glieder an und wird wieder zu einem Bandwurm. In ähnlicher Weise entwickelt sich die Taenia mediocanellata, wenn eine im Rinde lebende Finne in den Darm des Menschen gelangt. Es ist also hier erst die dritte Generation wieder der ersten gleichartig. Aehnlich ist die Entstehung des Drehwurms der Schafe. Die Hunde führen reichlich eine andere Form des Bandwurms, die Taenia coenurus. Auch von diesem werden häufig mit reifen Eiern gefüllte Proglottiden ausgestoßen. Beim Grasen fressen die Schafe die auf der Trift hie und da zerstreuten Bandwürmer. Diese entwickeln sich im Magen oder Darm zu Embryonen, die ebenfalls die Darmwand durchbohren, in die Blutgefäße gelangen, von denen sie zum Gehirn geführt werden. Dort entwickeln sie sich zu jenen Blasenwürmern (Coenurus cerebralis), welche die Drehkrankheit des Schafes zur Folge haben, jene eigentümlichen Formen stetiger Zwangsbewegungen (S. 488), an denen das befallene Tier meist zu Grunde geht. Im Körper des Hundes werden die Blasenwürmer wieder zu Bandwürmern.

Eine andere Form des Generationswechsels zeigen nach Siebold (1856) die Blattläuse (Aphiden). Hier werden von vollkommen ausgebildeten männlichen und weiblichen Individuen geschlechtslose Individuen hervorgebracht; die letzteren, obwohl nicht völlig entwickelt, so doch zeugungsfähig, erzeugen aus sich heraus eine Reihe von ebenfalls geschlechtslosen Generationen, bis endlich wieder eine Generation doppelgeschlechtlicher Individuen entsteht. Jene geschlechtslosen larvenartigen Individuen heißen „Ammen“.

Arten der Fortpflanzung. Die Entstehung neuer Individuen aus gleichartigen elterlichen kann durch Teilung erfolgen,

41*

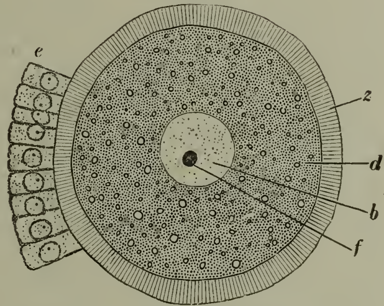
d. h. durch Spaltung des Organismus in mehrere gleichwertige Stücke, welche weiter leben und sich zu eben solchen Organismen entwickeln, wie die sind, aus denen sie hervorgegangen. Solchem Vorgange der Vermehrung sind wir schon bei den Elementarorganismen, den Zellen, begegnet (S. 4), und ebenso finden wir ihn bei den einzelligen Protoplasmen, z. B. den Amoeben; auch findet sich diese Form der Vermehrung bei niederen Tieren, den Infusorien und den Quallenpolypen (Hydromedusae); zu den letzteren gehört der Süßwasserpolyp (Hydra), von dem schon Trembley (1744) gezeigt hat, daß, gleichviel ob man ihn der Länge oder Quere nach durchtrennt, aus jedem Bruchstück wieder ein vollständiger Polyp heranwächst. Die Vermehrung durch Abspaltung eines Bestandteiles des alten Organismus kann entweder auf dem Wege der Knospenbildung erfolgen oder auf dem Wege der Eibildung. Die Knospung, wie sie namentlich bei den Pflanzen, nur selten bei Tieren (z. B. bei den Polypen) vorkommt, besteht darin, daß an einer oder mehreren Stellen des Tieres eine Wucherung eines Zellaggregates auftritt, das auf einer gewissen Stufe der Entwicklung sich vom älteren Organismus abschnürt und nun sein Leben selbständig fortführt. Bei der Fortpflanzung durch Eibildung ist es ein Geschlechtsprodukt des weiblichen Tieres, die Ei- oder Keimzelle, die sich vom mütterlichen Organismus abspaltet und aus der sich das neue Individuum entwickelt. Allein es ist außerordentlich bemerkenswert, daß nur in den seltensten Fällen das Ei für sich allein zur Erfüllung der Fortpflanzung befähigt ist, „Monogonie oder eingeschlechtliche Zeugung“; in der Regel muß, damit sich aus dem Ei ein neues Tier entwickelt, das Geschlechtsprodukt des männlichen Tieres hinzutreten, die Samenflüssigkeit; dieser Vorgang heißt die Befruchtung; er unterscheidet diese Form der Zeugung als „Amphigonie oder doppelgeschlechtliche Zeugung“ von der Fortpflanzung durch Teilung und Knospung als eingeschlechtlicher Zeugung. Die zweigeschlechtliche Zeugung kommt bei den Säugetieren ausnahmslos vor.

Die Zeugung.

Ei und Eierstock. Die Keimzelle, das eigentliche Ei des Menschen und der Säugetiere (Fig. 138), erst von C. E. v. Baer (1627) entdeckt, ist bei den Säugetieren nach außen von einer hyalinen Haut, der Zona pellucida (z), umgeben, die bei vielen Tieren eine besondere, für die Befruchtung wichtige Oeffnung, Mikropyle, besitzt, während sie beim Menschen eine feine radiäre Streifung zeigt. Diese Haut umschließt eine körnige, sehr eiweißreiche Masse, welche spärliche Kügelchen enthält, den Dotter (d) oder Vitellus; in diesem liegt ein großes helles Bläschen, das Keimbläschen (b) oder Vesicula germinativa und in letzterem ein oder mehrere homogene dunkle Körner, der Keimfleck (f) oder Macula germinativa. Das Säugetierei besteht aus Eiplasma (Proto-

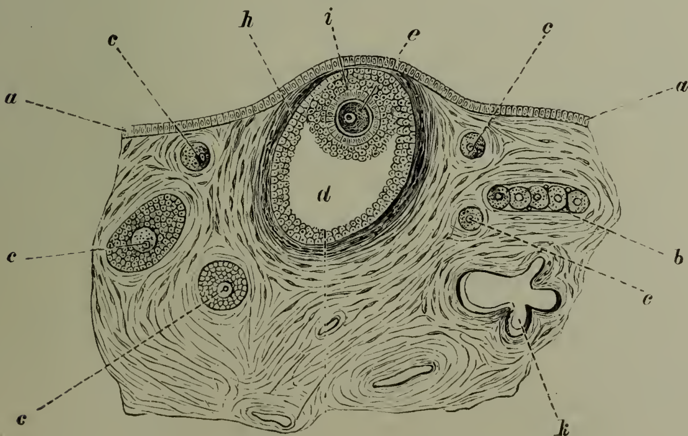
plasma, Hauptdotter) und spärlich eingelagerten Dotterteilen (Deutoplasma, Nebendotter). Neben diesen an Nebendotter armen (alezithalen) Säugetiereiern unterscheidet man zentrolezithale Eier, bei denen der Hauptdotter den Nebendotter umgibt (Arthropoden) und telolezitale Eier, bei denen der Hauptdotter wandständig liegt und den animalen Pol der Eier bildet (Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel). Bei manchen Tieren (Fröschen) ist dieser animale Pol pigmentiert und schwimmt im Wasser wegen seines geringen spezifischen Gewichtes oben. Die Eier, beim Menschen und bei größeren Säugern $^1/_5$ mm, bei Schwein, Hund, Katze, Kaninchen $^1/_6$ mm, bei Meerschweinchen, Ratte, Maus kaum $^1/_8$ mm groß, liegen in den weiblichen Keimdrüsen, den Eierstöcken oder Ovarien, nicht frei, sind vielmehr in stecknadelkopfgroßen, schon mit bloßem Auge sichtbaren Bläschen, den Graaf'schen Follikeln (1668), eingeschlossen (Fig. 139, d); ein solcher besteht aus einer dichteren bindewebigen Hülle (h), der Theca folliculi, der nach innen Epithelzellen aufliegen, und zwar in älteren Follikeln mehrere Schichten, die Membrana granulosa (i), besser Follikelepithel genannt; an einer Stelle, gewöhnlich derjenigen, welche nach der Oberfläche des Ovariums gerichtet ist, bilden diese Zellen einen nach der Follikelhöhle vorspringenden Hügel, den Keimhügel (Cumulus oder Discus proligerus s. oophorus), der das Ei (e) umschließt.

Fig. 138.



Eierstockei vom Meerschweinchen.

Fig. 139.



Bau des Eierstocks, schematisch.

Der ganze übrige Raum wird von einer klaren, leicht gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Liquor folliculi erfüllt. Diese Form des Follikels ist indes nur die des älteren, seiner Reife entgegengehenden. Um die Bildung und Entwicklung der Eier und Follikel zu studieren, empfiehlt sich die Untersuchung des Ovariums junger Tiere. Die Entwicklung der Follikel geht nach Waldeyer vom zylindrischen Epithel aus, das die ganze Oberfläche des Eierstocks überzieht, dem sog. Keimepithel (a); von diesem dringen Zellzapfen in das bindegewebige Stroma ein und, indem letzteres gleichfalls wächst, werden so bald kleinere, bald größere Zellhaufen abgeschnürt, Pflüger's Ovarial- oder Eischläuche (b): in diesen Schläuchen wachsen einzelne Zellen vorwiegend und bilden sich zu Eizellen um, während andere klein bleiben und sich nach Art von Epithelien um die Eizelle herumlagern. So entstehen die jüngeren Follikel (e), in denen das Ei je nach dem Alter von einer bis mehreren Zellschichten umgeben ist, der Membrana granulosa oder dem Follikelepithel, die den Follikel, das Ei umschließend, ganz ausfüllen. Im weiteren Wachstum des Follikels bildet sich zwischen den Follikelschichten eine kleine Höhle, wahrscheinlich durch Zerfall des Follikelepithels, in dieser sammelt sich immer mehr Flüssigkeit an, und so wird das Follikelepithel vom Keimhügel durch den Liq. folliculi geschieden. Die innerste, an die Zona pellucida des Eies anstoßende und regelmäßig gelagerte Zellschicht zeigt eine mehr zylindrische Form, „Eiepithel“ zum Unterschied vom Follikelepithel. Je mehr der Graaf'sche Follikel wächst, insbesondere in Folge Zunahme seines Liq. foll., desto mehr tritt er an die Oberfläche des Eierstocks, bis daß seine Hülle dicht unter dem Keimepithel liegt (wie d in Fig. 139). Die Lösung des ersten Eichens zeigt den Beginn der Geschlechtsreife oder Pubertät an.

Geschlechtsreife. Die Geschlechtsreife beginnt um so früher, je kleiner das Säugetier ist: bei kleineren Säugern (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte) sowie bei den Vögeln bereits im 1. Jahre, bei größeren (Katze, Hund, Fuchs, Schaf, Schwein) im zweiten Lebensjahre, bei noch größeren (Pferd, Ochs, Löwe) im 3., bei großen Affen und beim Lama im 4., beim Kameel im 5., beim menschlichen Weib gegen das 14. Jahr und beim Elephanten zwischen dem 20. und 30. Jahr. Mit der Geschlechtsreife erwacht der Geschlechtstrieb (libido sexualis). Beim menschlichen Weibe nehmen mit der Pubertät die Milchdrüsen an Umfang zu, die Körperformen werden durch Fettablagerung runder und voller, die Gestalt verliert das kindlich Zarte.

Menstruation. Brunst. Die Pubertät des Weibes wird durch den Eintritt der Menstruation angezeigt, die sich durch einen Blutausfluß aus den äußeren Geschlechtsteilen zu erkennen gibt. Die Menstruation tritt in heißen Klimaten am frühesten, in kalten Zonen am spätesten ein, bei uns im Mittel zwischen dem 14. und 16. Lebensjahre, im Orient und Ostindien zwischen dem 10. und

12. Lebensjahre. Ihre Dauer beträgt meist 3—5 Tage, selten 8 Tage oder nur 1—2 Tage. Im Mittel tritt sie alle 28—30 Tage auf und bleibt fast nur aus, wenn eine Befruchtung erfolgt ist und Schwangerschaft sich einstellt. Durchschnittlich sollen 120—200 g Blut abgehen; das Blut gerinnt schwerer als sonst, wahrscheinlich wegen des beigemischten alkalischen Uterinschleims. Die Quelle dieser Blutung ist die Uterusschleimhaut; es findet zur Zeit der Menstruation ein starker Blutandrang nach den Geschlechtsorganen: Eierstock, Eileiter, Uterus und Vagina statt, und dieser führt im Uterus zum Bersten der oberflächlichen Gefäße der Schleimhaut, daher die Blutung; nach manchen Autoren soll auch ein Teil der Uterinschleimhaut (und zwar das Stratum epitheliale und cellulare) abgestoßen werden. Außerdem sind auch die äußeren Geschlechtsteile stark injiziert und geschwollen. Bei den meisten Frauen ist die Menstruation mit gewissen Allgemeinstörungen verbunden: Abgeschlagenheit, Kreuzschmerzen, Uebelkeit, zuweilen Erbrechen. Körpertemperatur, Puls, Blutdruck u. a. sind schon vor Eintritt der Menstrualblutung gesteigert und nehmen dann allmälig wieder ab. Der Geschlechtstrieb ist von der Menstruation unabhängig; unmittelbar nach der Menstruation sind die Frauen sehr empfänglich, doch ist die Befruchtungsfähigkeit zu keiner Zeit ausgeschlossen. Im Allgemeinen hört die Menstruation mit der Rückbildung (Involution) des Genitalapparates zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre auf (Menopause, Klimakterium).

Was beim menschlichen Weibe die Menstruation, ist bei den übrigen Säugetieren die Brunst. Nach Pouchet findet sich auch hier neben der Injektion der Genitalien Ausfluß eines mit bald mehr, bald mit nur sehr wenig Blut vermischten Schleimes; reichlich ist der Blutabgang nur bei Kühen, doch ist er auch bei Affe, Hund und Schwein ausgesprochen. Die Stute, die Kuh und das Schaf werden nur 1—2 Mal im Jahre brünstig, und zwar in der Regel im Frühjahr, Hauskatze, Hündin und Sau 2—3 Mal, Kaninchen und Meerschweinchen noch häufiger, zuweilen 8—12 Mal. Die Dauer der Brunst ist beim Schaf 1 Tag, bei der Kuh und Stute 2—4 Tage, bei der Sau und Hündin 6—10 Tage. Brünstige Weibchen sollen einen eigentümlichen Geruch besitzen, durch den die Männchen angelockt werden. Bei nicht erfolgter Befruchtung stellt sich die Brunst alle vier Wochen ein, regelmäßig im Frühjahr und Sommer. Die Brunst gibt sich durch Unruhe und Aufregung zu erkennen; erst gegen Ende der Brunst gestatten die weiblichen Tiere die Begattung.

Die Bedeutung der Menstruation resp. Brunst ist nach Bischoff's Entdeckung (1844) die, daß jedesmal bald in dem einen, bald in dem anderen Eierstock ein Ei zur Reife kommt. Werden beim geschlechtsreifen Weibe die Eierstöcke operativ entfernt, so bleibt jede Menstruation aus. Beim menschlichen Weibe, bei der Stute und der Kuh löst sich meist nur 1 Ei, selten 2, bei der Ziege 1—4, bei der Sau, der Hündin und der Katze bis zu 10 Eier. Unter dem starken Druck des Blutes in den Gefäßen der Eierstöcke transsudiert in den Follikel mehr Liquor folliculi, dadurch steigt der Innendruck des Follikels, dieser gibt an seiner

schwächsten Stelle nach der freien Oberfläche zu, wo er (Fig. 138, d) dicht unter dem vorgewölbten Keimepithel (a) liegt, nach, der Follikel platzt, und so wird das Ei samt dem Keimhügel und dem Liq. follic. auf die freie Oberfläche des Eierstocks ausgestossen. Die Eierstöcke liegen frei in der Bauchhöhle, an einer Peritonealfalte befestigt; ganz in der Nähe befinden sich die Tuben mit ihren gefranzten Enden, den Fimbrien. Diese, mit lebhafter Flimmerbewegung ausgestattet (und zwar geht ihre Flimmerung in der Richtung nach dem Uterus zu), erregen überall in ihrer Umgebung eine Bewegung der serösen Flüssigkeit des Peritonealsackes; mittels dieser Flüssigkeitsbewegung in der Richtung nach den Tuben zu wird das frei in den Peritonealsack geratene Ei in die Tube übergeführt. Daß das Ei, wenn es nicht in die Tube gelangt, auf der Peritonaealfalte liegen bleibt und hier befruchtet werden kann, sodaß die Entwicklung des Embryos in der Bauchhöhle erfolgt (Abdominalschwangerschaft), hat man früher angenommen. Auf Grund neuerer Erfahrungen gilt aber als sicher, daß es sich in solchen Fällen um durchgebrochene Tubenschwangerschaft handelt. Ist das Ei in die Tuben gelangt, so wird es teils durch die Flimmerbewegung, teils durch die peristaltische Kontraktion der glatten Muskelfasern der Tuben nach der uterinen Mündung der Tube befördert und gelangt weiter in die Uterushöhle. Zu dieser Wanderung vom Eierstock bis nach dem Uterus bedarf das Ei mindestens zwei, nicht selten bis acht Tage. Hier kann es, wofern es nicht befruchtet wird, zu Grunde gehen, wahrscheinlich auf dem Wege der fettigen Degeneration. Trifft das Ei jedoch mit dem Samen zusammen, so wird es befruchtet (S. 654), es fixiert sich im Uterus und kann nun zur weiteren Entwicklung gelangen.

Corpus luteum. Beim Bersten des Follikels ergießt sich in die nur noch mit dem Follikelepithel besetzte Theca folliculi aus der inneren gefäßreichen Schicht der letzteren Blut, das Follikelepithel beginnt zu wuchern und verschließt die Oeffnung, dann zerfällt es, es bildet sich eine bindegewebige Narbe, das extravasierte Blut wird bis auf den Blutfarbstoff resorbiert, der sich häufig zu Hämatoidin-Kristallen (S. 21) umwandelt, und schließlich bleibt als Anzeichen des Follikels ein gelber Körper zurück, das Corpus luteum (Fig. 138, k; S. 645). Dies ist ein unfehlbares Zeichen dafür, daß ein reifes Ei aus dem Follikel ausgestoßen worden ist.

Das Vogelei, wie es aus dem Follikel ausgestoßen wird, besteht aus der Dotterhaut, die den gelben Dotter umschließt, welch letzterer eine außerordentlich große Zelle darstellt. Das Zentrum des Dotters besteht aus einer größeren Anhäufung milchiger Substanz von flaschenförmiger Gestalt: am Ende des Halses, dicht unter der Dotterhaut, befindet sich die Keimscheibe (auch Hahnentritt genannt), ein weißlicher Fleck von etwa 1 mm Durchmesser, in welchem das Keimbläschen eingebettet liegt. Die Keimscheibe mit dem Keimbläschen stellt den eigentlichen „Bildungsdotter“ vor; nur diese beiden sind als Analogon des Säugetiereies aufzufassen. Der ganze übrige Dotter ist nur „Nahrungsdotter“. Beim Vogelei ist somit die Sonderung in einen protoplasmareicheren (Bildungsdotter) und in einen deutoplasmareicheren Abschnitt

(Nahrungsdotter) in größerem Umfange erfolgt. Während das Ei der Vögel durch die Tuben vorwärts bewegt wird, erhält es accessorische Umhüllungen, erstens eiweißreiche Ablagerungen, das Albumen oder Eierweiß, und dann festere Schutzhüllen, die Eischalen. Die letzteren bestehen aus einer Kalkschale und aus der ihr nach innen zu aufliegenden Eischalenhaut, die sich am stumpfen Pol des Eies in zwei Blättchen spaltet, zwischen denen sich Luft befindet. Das Albumen besteht aus mehrfachen Schichten; die konsistentesten umhüllen unmittelbar die gelbe Dotterkugel und gehen von zwei diametral gegenüberliegenden Punkten derselben als spiralig (die eine rechts, die andere links) gewundene Stränge, die Chalazen oder Hagelschnüre, die eine nach dem spitzen, die andere nach dem stumpfen Pol des Eies.

Chemie der Eier. Das Ei der Säugetiere resp. der Vogeleidotter enthält Wasser, Eiweißstoffe, darunter reichlich Vitellin, ein Nukleoalbumin (S. 14), Fette (auch Lecithin und Cholesterin), der Vogeldotter auch Zucker und Lutein (S. 16), ferner unter den Aschebestandteilen: Kali und Phosphorsäure, überwiegend über Natrium und Chlor, endlich Spuren von Eisenoxyd.

Das Eierweiß des Vogeleies enthält etwa 13 pCt. feste Stoffe, darunter 12 pCt. Albuminsubstanzen, vorwiegend Eieralbumin (S. 14), 0·5 pCt. Zucker und Spuren von Eisen und Alkalikarbonaten.

Die Zusammensetzung des Vogeleies im Ganzen ist bereits (S. 296) gegeben worden.

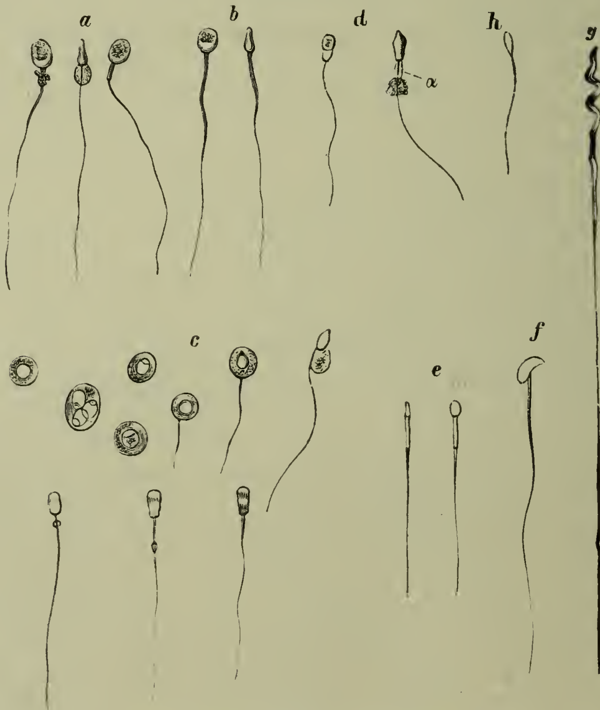
Die Eier, an deren ganzem Dotter, sich der erste embryonale Entwicklungsvorgang, der Furchungsprozeß (S. 660) vollzieht, wie bei den Säugetieren (auch Amphibien, Echinodermen etc.), bezeichnet man als Eier mit totaler Furchung oder holoblastische Eier, im Gegensatz zu denjenigen, deren Dotter in Bildungs- und Nahrungsdotter zerfällt, wie bei den Vögeln (Reptilien, Fischen, Insekten u. a.), den Eiern mit partieller Furchung oder meroblastischen Eiern; hier beteiligt sich nur der Bildungsdotter am Furchungsprozeß.

Sperma. Das Sekret der Keimdrüsen der männlichen Tiere, der Hoden, ist der Samen oder das Sperma. Er stellt eine weißliche, zähe, fadenziehende Flüssigkeit von hohem spez. Gewicht und neutraler bis alkalischer Reaktion vor, die an der Luft zu einer hornartig durchscheinenden Masse eintrocknet. Der Samen enthält außerordentlich reichlich morphotische Elemente, die Samenkörper oder Samenfäden, auch Spermatozoën oder Spermien genannt (von Ham und Leeuwenhoeck [1696] entdeckt), bei den Säugetieren in so fern nach einem gemeinsamen Typus gestaltet, als sie aus einem verdickten, sich der Scheibenform nähernden kurzen ovalen oder birnförmigen Kopfende, dem Kopf, und einem langen dünnen fadenförmigen Anhang, dem Schwanz bestehen. Der Schwanz besteht aus dem Verbindungs- oder Mittelstück, aus dem Hauptstück und dem Endstück; seine Grundlage bildet ein zentraler Faden, Achsenfaden, dem im Bereich des Verbindungs- und Hauptstückes besondere Umhüllungen zukommen; nur das Endstück stellt den nackten Achsenfaden dar. In den Hodentubuli eines geschlechtsreifen Tieres sieht man neben den indifferenten

Stützzellen kleine runde einkernige Zellen, Ursamenzellen (Spermatogonien), von welchen die Samenmutterzellen (Spermatocyten) geliefert werden. Diese größeren runden, in mitotischer Teilung begriffenen Zellen machen zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Reifungsteilungen durch und liefern so vier gleich große Samenzellen, Spermatiden (Fig. 140, c), die sich dann weiter in die eigentlichen Spermien umwandeln. Jeder Kern einer solchen Zelle oder richtiger die färbbare Substanz (Chromatin) des Kerns, nach neuerer Beobachtung auch noch ein kugelförmiges Körperchen in der Zellsubstanz, Idiozom (Nebenkern früher genannt), wandelt sich in den Kopf eines Samenfadens um, während der Schwanz sich nur aus einem kleinen Teil des Zellprotoplasma unter Vermittelung der Centrosomen bildet, dann treten beide aus der Zelle hervor. Am vorderen Ende der Spermienköpfe findet sich bei den Säugetieren noch eine besondere Umhüllung, die Kopfkappe und ein Spitzenkörper (Akrosom), beides hervorgegangen aus dem Idiozom. Bei manchen Säugetieren ist die Kopfkappe spießartig oder schneideförmig gestaltet.

Beim Menschen (Fig. 140, a unreif, b reif) zeigen die Samenkörper ein ovales Köpfchen mit verdicktem unteren Rand, erscheinen daher in der Seiten-

Fig. 140.



Samenkörperchen und ihre Entwicklung.

ansicht birnförmig, ihre Länge beträgt etwa $^1/_{20}$ mm; ähnlich, nur etwas mehr eiförmig, sind die Samenkörper des Affen. Beim Hunde (c) ist das Kopfstück birnförmig, beim Kater eiförmig. Ebenso ist das Kopfstück nahezu eiförmig, aber an beiden Seiten gleichmäßig abgeplattet beim Stier (d), Pferd, Schaf, Schwein; sehr ähnlich, aber nach dem unteren Ende abgestutzt, beim Kaninchen. Ratten und Mäuse (f) haben unter den Säugetieren die längsten Samenkörperchen ($^1/_7$ mm); sie bestehen aus einem beilförmigen Köpfchen, an das sich der Faden wie der Stiel des Beils ansetzt. Bei der Fledermaus (e) ist der Kopf abgestuzt oval; der Faden setzt sich erst an das relativ lange stäbchenförmige Mittelstück an. Bei den Singvögeln (g) ist der Kopf an beiden Enden spitz ausgezogen und korkzieherförmig gewunden; hier finden sich die längsten Samenkörper, bis zu $^1/_3$ mm Länge und darüber. Bei den Fröschen (h) ist der Kopf drehrund bis leicht walzenförmig.

Unter dem Mikroskope lassen die Samenkörperchen eine lebhaft peitschende Bewegung erkennen, vermöge deren sie sich fortbewegen, und zwar ist nur der Faden oder Schwanz das aktiv bewegende, der Kopf wird durch die Bewegungen des Fadens mitfortgeschleift. Die Schnelligkeit der Fortbewegung beträgt nur ca. 0·1 mm in der Sekunde. Die Bewegung der Samenkörper ist der Flimmerbewegung (S. 333) an die Seite zu stellen, nur daß hier die flimmernde Zelle eine einzige lange Geißel trägt. All die Agentien, welche die Flimmerbewegung beeinträchtigen und sistieren (S. 335), tun dies auch bei den Samenkörperchen; und in gleicher Weise wie die erlöschende Flimmerung durch Zusatz verdünnter Alkalien ($^1/_4$proz. Lösungen von Aetz-, kohlensauren, phosphorsauren Alkalien) wieder angeregt wird, ist dies auch bei den Samenkörpern der Fall.

Mittels des Saugfilters läßt sich aus dem (mit etwas Essigsäure versetzten) Samen die Samenflüssigkeit, das Plasma des Samens, frei von Samenkörperchen erhalten. Dies Plasma, von neutraler Reaktion, enthält Serumalbumin und Albumose.

Auf seinem Wege vom Nebenboden nach aussen vermengt sich der Samen mit den Sekreten der accessorischen Drüsenapparate (Samenbläschen, Prostata). Der aus der Harnröhre ausgetriebene, ejakulierte Samen ist von äußerst zäher klebriger gallertartiger Beschaffenheit und einem eigentümlichen Geruch (nach Hornspähnen); beim Eintrocknen an der Luft liefert er charakteristische prismatische Kristalle (Spermakristalle).

Das Sperma des Pferdes soll 18 pCt., das des Ochsen 17·6 pCt. feste Teile enthalten, ejakuliertes Menschensperma nur 10 pCt. Von Eiweißkörpern findet sich neben Albumin und Albumose des Plasma: Nuklein (S. 26), herrührend vom Kopfe der Samenkörper, der sich aus dem Zellkern entwickelt, ferner eine von Miescher entdeckte eigentümliche Amidbase, ein Protamin (14); von Fettkörpern: Cholesterin, Lecithin und Fette; von Salzen vorwiegend Kalk- und Magnesiumphosphat.

Nach Steinach's Ermittlungen an weißen Ratten leidet die Zeugungsfähigkeit nach Entfernung der Samenblasen starke Einbuße und wird, wenn auch noch der größte Teil der Prostata entfernt wird, ganz aufgehoben; im Prostatasekret bleiben die Spermien 7—10mal so lange beweglich als in physio-

logischer Kochsalzlösung. Bei den Nagern erstarrt das Sekret der Samenblasen, nachdem es in die Vagina ergossen ist, zu einem Gallertpfropf, der das Abfließen des Spermas verhindert.

Bildung des Spermas. Wie die Bildung reifer Eier, so beginnt auch die Bildung reifen, d. h. befruchtungsfähigen Samens erst mit dem Eintritt der Pubertät oder Geschlechtsreife, in unserem Klima etwa um das 14. bis 16. Jahr, bei den übrigen männlichen Säugetieren etwa zu gleicher Zeit oder nur weniger später als die Geschlechtsreife der entsprechenden Weibchen (S. 646); zugleich damit erwacht der Geschlechtstrieb des männlichen Tieres. Die Absonderung des Samens erfolgt bei direkter oder reflektorischer Erregung des im Lendenmark gelegenen Zentrums für die Ejakulation (S. 463) oder der intraabdominalen sympathischen Ganglien, die den Geschlechtsakt beherrschen. Denn, wie Goltz gezeigt hat, kann auch ein Hund ohne Rückenmark ejakulieren. Wird ein männliches Tier in früher Jugend der Hoden beraubt, „kastriert", so bleiben eine Reihe von Veränderungen aus, „sekundäre Geschlechtscharaktere", deren Gesamtheit zum Begriff der Pubertät gehören, beim Menschen: Bartwuchs, männlicher Habitus, stärkere Entwickelung des Knochen- und Muskelsystems, Auswachsen des Kehlkopfes und damit eine kräftigere und tiefere Stimme. Ein Kastrat nimmt daher eine zwischen Mann und Weib liegende Beschaffenheit an, die Stimme behält eine höhere Lage (S. 414) und bleibt weich und zart, der Bartwuchs bleibt aus, es stellt sich Neigung zum Fettansatz (S. 291) ein. Ein kastrierter Hirsch bekommt kein Geweih, ein kastrierter Stier bekommt Hörner, die denen der Kuh ähnlich sind. Infolge frühzeitiger doppelseitiger Kastrierung fällt auch der übrige Tractus genitalis (Vas deferens, Prostata, Samenblasen, Cowper'sche Drüsen) dem Schwunde anheim. (Ueber den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf den allgemeinen Stoffwechsel vergl. S. 291.)

Begattung. Bei den Säugetieren wird die Befruchtung, d. h. der Kontakt des Samens mit dem Ei durch die Begattung herbeigeführt. Diese besteht darin, daß das männliche Tier sein Begattungsglied, den Penis, im gesteiften, „erigierten" Zustande in den Genitalschlauch des Weibchens einführt und in diesem nach Art eines Spritzenstempels hin und her bewegt. Infolge der durch die Friktion an der Vaginalwand (columnae rugarum) bewirkten mechanischen Reizungen der Nerven des Penis laufen summierte sensible Erregungen (S. 460) zum Lendenmark hinauf, die reflektorisch eine Samenentleerung auslösen (S. 463); der Akt selbst ist infolge Fortpflanzung der Erregungen zum Hirn mit einem als Wollust (S. 547) bezeichneten Gemeingefühl verbunden. Zunächst wird das Sperma durch peristaltische Bewegungen der Samenleiter und Samenblasen in die Harnröhre hineingeworfen und von hier durch rhythmische Kontraktionen der Mm. bulbo- und ischiocavernosi in Absätzen herausgeschleudert. Die Erektion kommt durch Stauung des Blutes in den Schwellkörpern des Penis zu Stande. Die Schwellkörper

enthalten ein von Fortsätzen der bindegewebigen Hülle, der sog. Albuginea, nach innen gebildetes kommunizierendes Höhlensystem, in dessen mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestatteten Septa die Arterien rankenförmig verlaufen und z. T. frei in die Hohlräume enden. Das Gleiche ist mit den Venen der Fall, sodaß das einströmende Blut die Hohlräume durchsetzen muß und erst aus diesen durch die offenen Venenanfänge zurückfließen kann. Nach Ebner enthält die Intima der Arterien der Schwellkörper von Strecke zu Strecke Wülste oder Polster, bestehend aus Endothel, elastischen Fasern und glatten Muskeln. welch letztere bei ihrer Kontraktion das Polster bis zum Verschluß der Gefäße vortreiben, unterstützt von den Ringmuskeln der Media. In der Norm werden die glatten Muskelfasern der Septa ebenso wie die der Gefäße in einem Zustande mittlerer Kontraktion, „Tonus“ erhalten, sodaß die von den Septa gebildeten Einzelhohlräume nur klein sind, daher nur eine mäßige Menge Blut die Schwellkörper erfüllt. Kommt infolge geschlechtlicher Erregung eine reflektorische Reizung der, Vasodilatatoren (S. 526) in den Nn. erigentes zustande, die aus dem zweiten (und dritten) Sakralnerven entspringen, so erweitern sich die Lumina der Blutgefäße ad maximum; es findet ein außerordentlich starker Zufluß von Blut zu den Schwellkörpern statt, das Blut staut sich in den weiten Hohlräumen an und zwar um so mehr, als der Abfluß des venösen Blutes durch die reflektorische Kontraktion der Mm. bulbo- und ischiocavernosi sowie des Transversus perinei gehemmt wird, daher auch die Arterien stärker pulsieren; die strotzende Blutfüllung (Orgasmus) führt so zur Steifung des Gliedes. Die Nn. erigentes können auch reflektorisch durch Reizung der sensiblen Nerven der Harnblase erregt werden, daher die morgendliche Erektion bei gefüllter Blase. Das Zentrum im Lendenmark beherrscht auch die Erektion, denn nach Zerstörung des Lendenmarks bleibt nach Goltz, wie bei Krankheiten des Rückenmarks (Tabes dorsalis), jede Erektion aus; vom Lendenmark treten die Nn. erigentes ab. Ebenso wie auf reflektorischem Wege kann das Zentrum für die Ejakulation vom Hirn aus durch die Vorstellung sexueller Erregung und ferner direkt durch dyspnoisches Blut gereizt werden, daher bei Erhängten und Geköpften die Ejakulation eine häufige Erscheinung ist.

Auch beim Weibe erfolgt eine Erektion, die sich indes auf die Schwellkörper der Clitoris und die Bulbi vestibuli beschränkt. Ebenso scheint ein der Ejakulation entsprechender Reflexakt auf der Höhe der sexuellen Erregung zu erfolgen, nämlich eine reflektorisch ausgelöste peristaltische Bewegung der Tuben und des Uterus; zugleich wird bei der Verkleinerung der Uterushöhle ein Teil des Uterusschleimes in die Scheide ausgepreßt, dabei richtet sich der Uterus auf und senkt sich gegen die Scheide abwärts. Wenn weiterhin nach Ablauf der Erregung der Uterus allmälig erschlafft, so kann er das vor die Oeffnung des Scheidenteils geworfene Sperma in seinen Hohlraum aspirieren.

Ursache der Befruchtung. Daß übrigens die Begattung, d. i. die innerliche Befruchtung für die Befruchtung selbst von keiner

direkten Bedeutung ist, hat bereits Spallanzani (1785) gezeigt. Es gelang ihm dadurch Befruchtung herbeizuführen, daß er den Samen eines Hundes mittels erwärmter Spritze in den Genitalschlauch einer läufigen Hündin einspritzte. Es genügt zur Erzielung der Befruchtung, daß reifer Samen mit dem reifen Ei in Berührung kommt, wie dies bei Fröschen und Fischen nicht nur leicht sich zeigen läßt, sondern auch für die durch die Versuche von S. L. Jacobi (1764) sowie von Rusconi angebahnte künstliche Fischzucht von eminent praktischer Bedeutung geworden ist. Nimmt man nach Spallanzani (1780) die strotzenden Hoden eines Frosches, den man aus der Umarmung des Weibchens reißt, zerquetscht den Hoden und tropft die so hergestellte Flüssigkeit über ausgebreiteten Froschlaich, so sieht man binnen Kurzem, als erstes Symptom der Befruchtung, am Ei das Abheben der Eihaut eintreten. Es kommt also Befruchtung zustande durch unmittelbaren Kontakt des reifen Samens mit dem reifen Ei, gleichviel wo und wie dieser Kontakt herbeigeführt wird; daher bleibt die Befruchtung aus, sobald auch nur das dünnste undurchdringliche Medium sich zwischen Samen und Ei befindet. Trennt man durch ein Saugfilter die Samenkörper vom Samenplasma, so läßt sich zeigen, daß das Filtrat unwirksam ist, daß aber schon eine Spur der auf dem Filter zurückgebliebenen Samenkörper zur künstlichen Befruchtung genügt. Es sind also die Samenkörper einzig und allein das befruchtende Element; haben die Samenkörper ihre Beweglichkeit eingebüßt, so erweisen sie sich ebenfalls für die Befruchtung unwirksam. Die Verdünnung des Samens, die zur Befruchtung ausreicht, ist sehr groß; nach Spallanzani erweist sich Samen noch befruchtungsfähig, wenn er auf das 3—9000fache verdünnt und davon auch nur ein Tropfen auf Froscheier aufgeträufelt wird. Es genügt eben, wenn auch nur ein Samenkörper mit dem Ei in Kontakt kommt, wie dies O. Hertwig und Fol bestimmt beobachtet haben (S. 659).

Von dem in den Genitalschlauch des weiblichen Tieres ejakulierten Samen gelangt ein Teil der Samenkörper, dank der ihnen eigentümlichen Beweglichkeit, in die Uterushöhle, vielleicht auch durch eine Saugwirkung seitens des erschlaffenden Uterus (S. 653) unterstützt; bei den Wiederkäuern, Einhufern und beim Hunde scheint der Samen direkt bis in den Cervix uteri ausgespritzt zu werden. Beim Rind findet sich nach Marshall an der Penisspitze ein Fortsatz, der als Leitseil für das Sperma dient. In der Uterushöhle hat Bischoff bei der Hündin bereits $1/4$ Stunde nach der Begattung Samenkörper gefunden, nach 1 Stunde im Eileiter, nach mehreren Stunden sogar schon, immer entgegen der Schlagrichtung des Flimmerepithels sich durcharbeitend, im abdominalen Ende der Tuben; sie dringen so innerhalb 10 Stunden bis auf die Oberfläche der Ovarien vor. Beim Kaninchen traf Hensen die Samenkörper knapp drei Stunden nach dem Belegen auf den Ovarien. Während sich das Ei aus dem Eierstock nach dem Uterus zu

bewegt (S. 648), kommen die Samenkörper ihm gewissermaßen entgegen. Da nach Beobachtungen am Hunde und am Menschen ein Teil der bei der Begattung ausgespritzten Samenkörper nicht selten noch neun Tage lang seine Beweglichkeit bewahrt, kann Befruchtung auch noch längere Zeit nach der Begattung erfolgen, wofern in der Zwischenzeit ein neues Ei zur Reife und Lösung gelangt.

Ueber den Vorgang der Befruchtung sind wir nur bei den Insekten, Amphibien, Fischen und Echinodermen durch Barry (1850), Newport, Bischoff u. A. unterrichtet. Hier zeigt die Zona pellucida der Eier eine Oeffnung, die sogenannte Mikropyle, und durch diese hat man Samenfäden direkt eindringen sehen; auf ihre weiteren Schicksale im Innern des Eies haben wir noch zurückzukommen (S. 659). Beim Säugetierei, wo eine solche Mikropyle nicht aufzufinden ist, scheint sich der Samenfaden mittels der am vorderen Kopfende nachweisbaren spießartigen Vorrichtungen (S. 650) in das Ei einzubohren.

Nach Boveri's Bobachtungen besteht das Wesen der Befruchtung darin, daß dem Ei durch das Spermium und zwar dessen Mittelstück das Centrosoma wieder zugeführt wird, das es verloren hat. Durch Vermischung des Spermium, das die vererbbaren Eigenschaften des Vaters in sich birgt, mit dem Ei, das den Erbanteil der Mutter einschließt, wird die Möglichkeit zur Weiterentwicklung der Art gegeben.

Bastardzeugung. Meist begatten sich nur Tiere derselben Spezies; doch kommt auch bei Begattung von Tieren desselben Genus, aber verschiedener Spezies Befruchtung zu stande, so von Pferd mit Esel, Hund mit Wolf, Hund mit Fuchs, Schaf mit Ziege, Ziege mit Steinbock, Ziege mit Gemse, Löwe mit Tiger, Kaninchen mit Hase. Man bezeichnet diese Art der Zeugung als Bastardzeugung und die aus solcher Zeugung hervorgehenden Tiere, die eine Mittelform beider Eltern zeigen, als Bastarde. Bastarde sind in der Regel unfruchtbar, weil ihre Geschlechtsorgane (Hoden, Eierstock) meistens merklich verkümmert sind; nur die von Ziege und Schaf, Ziege und Steinbock können ihre Fortpflanzungsfähigkeit bewahren. Maultierstuten sollen ausnahmsweise sowohl von männlichen Pferden als Eseln befruchtet werden können; häufig kommt es indes nach kürzerer oder längerer Dauer der Trächtigkeit zum Verwerfen. In den seltensten Fällen werden die Jungen ausgetragen; doch sind sie dann schwächlich, wenig ausgebildet und steril.

Parthenogenesis. Bei den Insekten (Bienen, Wespen), Crustaceen (Wasserflöhe) u. A. kommt neben der doppelgeschlechtlichen auch eine eingeschlechtliche Zeugung vor, die man als „Parthenogenesis" (jungfräuliche Zeugung) bezeichnet, doch werden bei letzterer meist nur männliche oder nur weibliche, selten Individuen beider Geschlechter erzeugt. Die in dieser Hinsicht so interessanten Verhältnisse der Bienen sind durch Dzierzon, Berlepsch und Siebold festgestellt worden. Der Bienenstaat setzt sich zusammen aus einem Weibchen mit vollkommen entwickeltem Geschlechtsapparat, der sog. Königin,

aus Weibchen mit verkümmerten Geschlechtsteilen, den Arbeiterinnen, und aus den männlichen Bienen, den Drohnen. Beim Ausflug aus dem Bienenstock, dem sog. Hochzeitsflug, wird die Königin von einer der Drohnen begattet und kehrt mit gefüllter Samentasche in den Stock zurück. Sie legt nun in die einzelnen Zellen, die Waben, Eier; zu den in große Zellen gelegten Eiern läßt sie einen Teil des Samens aus ihrer Samentasche hinzu und befruchtet sie so, die in die kleinen Zellen gelegten Eier bleiben unbefruchtet. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich zeugungsfähige Arbeiterinnen, aus den unbefruchteten Eiern Drohnen. Ist die Königin flügellahm, sodaß sie nicht ausfliegen, also auch nicht befruchtet werden kann, so wird sie drohnenbrütig, erzeugt nur Drohnen, eben dies ist der Fall, wenn sie ihren Samenvorrat bereits ausgegeben hat. Stirbt die Königin, so wird eine der Arbeiterinnen von den übrigen besonders reichlich (mit dem sog. Königinnenbrot) ernährt und dadurch zur Königin erzogen.

Hermaphroditismus. Alle Wirbeltiere und die Mehrzahl der Wirbellosen sind getrennten Geschlechtes derart, daß das eine nur Samen, das andere nur Eier produziert; doch finden sich bei den Wirbellosen auch solche, welche zugleich männliche und weibliche Geschlechtsteile haben, Samen und Eier produzieren. Solchen Zwittern oder Hermaphroditen begegnen wir unter den Schnecken und einigen Entozoën. Unter diesen Hermaphroditen findet Selbstbegattung nur bei den Bandwürmern statt, bei anderen begatten sich je zwei Individuen übers Kreuz.

Fruchtbarkeit der verschiedenen Tierklassen. Nach Leuckart produziert günstigen Falles

Mensch jährlich	1	Mal	1 Junges
Elephant alle 3—4 Jahre . .	1	„	1 „
Kameel und Pferd alle 2 Jahre .	1	„	2 „
Kuh und Hirsch jährlich . .	1	„	1 „
Schaf und Ziege „ . .	1—2	„	1—2 „
Katze . . . . „ . .	2	„	3—6 „
Hund . . . . „ . .	2	„	4—10 „
Schwein . . . „ . .	2	„	6—12 „
Hase . . . . „ . .	2—3	„	2— 5 „
Kaninchen . . . „ . .	5—8	„	4— 7 „
Maus . . . . „ . .	4—6	„	4—10 „

Je größer also eine Tierspezies ist und je länger ihre Lebensdauer, desto geringer ist ihre Produktivität, sodaß demnach zwischen Vergänglichkeit und Produktivität eine für die Erhaltung der Art außerordentlich günstige Proportionalität besteht.

Entstehung der Arten. Oben wurde die Zeugung als derjenige Vorgang definiert, durch welchen die Erhaltung der Art gesichert wird. Gegen die althergebrachte Meinung, daß die vorhandenen Tierspezies als solche erschaffen worden sind und feste unabänderliche Formen darstellen, hat sich immer mehr die am schärfsten wohl von Lamarck (1809) entwickelte Anschauung Bahn gebrochen, daß eine fortwährende, sich über lange Zeiträume erstreckende, äußerst allmälige Umwandlung der einfachen früheren Formen zu den höheren und komplizierter gebauten stattgefunden

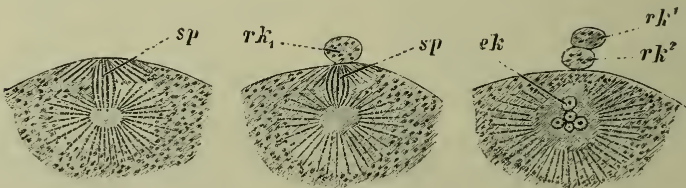
habe und auch noch jetzt stattfinde, „Descendenz- oder Transmutationslehre“. Diese Umbildung der Arten soll durch verschiedene Einflüsse bewirkt werden. Einmal tragen dazu die mit eintretendem Wechsel in Klima und Wohnort gesetzten Aenderungen der Lebensbedingungen bei; nur die Tiere, welche sich dem Klima und dem Boden, in oder auf dem sie leben, anzupassen vermögen, erhalten sich und können sich fortpflanzen, während die anderen derselben Art zu Grunde gehen. Das wichtigste Moment für die fortschreitende Entwicklung gibt eine von Charles Darwin (1859) nachdrücklich vertretene Anschauung, die bereits durch ein reiches Beweismaterial gestützt wird. Sie ist für die naturwissenschaftliche Betrachtung so bedeutsam, daß es sich verlohnt, sie wenigstens in ihren wesentlichen Zügen vorzuführen. Von den verschiedenen Tieren eines und desselben Wurfs zeigen einzelne kleine Abänderungen; die einen zeichnen sich durch stärkeren Knochenbau, die anderen durch längeren Gliederbau, wieder andere durch besondere Entwickelung des Muskelsystems, andere durch besondere Ausbildung ihres Pelzes aus u. s. f. Ein Teil dieser Abänderungen erweist sich im späteren Leben dem betreffenden Tiere nützlich oder schädlich oder gleichgültig. So wird ein Tier durch die größere Länge seiner Beine befähigt, seine Beute leichter zu erhaschen und seinen Feinden schneller zu entfliehen, ein anderes Tier derselben Art durch große Körperkraft und Zähigkeit befähigt, seinen Widersachern besser zu widerstehen, ein drittes durch die Ausbildung seines Pelzes, die Unbilden des Klimas zu ertragen u. a. m., kurz durch diese nützlichen Abänderungen werden sich die damit begabten Tiere im Vorteil befinden gegenüber den anderen Tieren ihrer Art, insofern sie sich leichter den äußeren Lebensbedingungen anzupassen vermögen. Durch weitere Entwickelung und Vererbung jener vorteilhaften Abänderung wird dieser Vorzug sich bei den folgenden Generationen noch steigern, „Gesetz der Anpassung und Vererbung“. Indem nun die minder bevorzugten Tiere derselben Art weniger befähigt sind, den schädlichen Einflüssen sei es des Klimas oder der Bodenbeschaffenheit oder ihrer Widersacher zu widerstehen, gehen sie allmälig zu Grunde, und es erhalten sich so nur die in einer der erwähnten Richtungen bevorzugten Abarten. Das Leben der Tiere ist somit ein steter Kampf ums Dasein, „struggle for life“, bei dem diejenigen Formen die Oberhand behalten, welche mit gewissen Vorzügen vor anderen Tieren derselben Art ausgestattet sind. In derselben Weise, wie ein Tierzüchter stets die durch Größe, Knochenbau, Schönheit, Farbe u. s. w. bevorzugten Tiere seiner Heerde zur Nachzucht wählt und aus ihnen wieder Junge erzielt, bei denen die Vorzüge der Elterntiere noch gesteigert erscheinen, und nach diesem Prinzipe weiter züchtend geradezu erstaunliche Abänderungen in den Formen erhält, in derselben Weise findet nach Darwin in der Natur gleichsam eine Zuchtwahl statt, indem einzelne vor den anderen Tierformen bevorzugte im Kampfe um das Dasein die Oberhand

behalten und auf diese Weise durch weitere Entwickelung dieser Vorzüge in einer Reihe von Generationen sich Formen ausbilden, ausgezeichnet durch Stärke, Geschwindigkeit, Schlauheit u. s. w., während die Mittelformen zu Grunde gehen. Man bezeichnet diese Auffassung von Darwin als die natürliche Zuchtwahl oder Selektionstheorie. Nach dieser Entwickelungstheorie ist man geneigt, alle Tierarten auf gemeinschaftliche Grundformen oder Gattungen zurückzuführen und diese wieder von einfacheren Urformen abzuleiten. Man könnte im Verfolg dieser Anschauung zwischen den einfachsten Organismen und den höchsten existierenden Tierformen, dem Affen und dem Menschen, allmälig eine Brücke schlagen, doch weist die Reihe der bisher bekannten Mittelglieder noch sehr große Lücken auf.

Die Entwicklung des befruchteten Eies.

Reifeerscheinungen der Eier. Während man früher geglaubt, daß das aus dem Eierstock ausgestoßene Ei reif, d. h. direkt befruchtungsfähig ist, haben neuere Untersuchungen von Bütschli, O. Hertwig, van Beneden u. A. gezeigt, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß die Eier erst noch eine Reihe von Veränderungen durchmachen müssen, die man als „Reifeerscheinungen" zusammenfaßt. Dieselben vollziehen sich bei manchen Tieren, z. B. Echinodermen, zum Teil schon im Eierstock. Der Eizellenkern, das Keimbläschen, schrumpft, der Keimfleck wird undeutlich, verfällt der rückschreitenden Metamorphose (Verfettung, S. 305), und es bildet sich aus Teilen des zerfallenden Keimfleckes oder aus einem Teil der Kernsubstanz des Keimbläschens eine Kernspindel (Fig. 141, sp), welche bis an die Oberfläche des Dotters emporrückt. An der Stelle nun, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstößt, schnürt sich ein

Fig. 141. Fig. 142. Fig. 143.



Reifeerscheinungen des Eies[1]).

Teil des hier etwas vorgewölbten Dotters mit der Hälfte der eben erwähnten Kernspindel los und bildet so einen dem Ei anliegenden Körper, Richtungskörper (Fig. 142, rk¹), auch „Polzelle" ge-

1) In den Figuren ist nur der eine Eipol, an dem die Erscheinungen sich abspielen, dargestellt.

nannt, dann durch nochmalige Abschnürung, die beide Male einer Zellteilung gleichzusetzen ist, ein zweiter Richtungskörper (Fig. 143, rk²). Beim zweiten Knospungsprozeß bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern (Fig. 143, ek), auch „weiblicher Vorkern" genannt, um. Nunmehr ist das Ei reif.

Befruchtungsprozeß. Die Befruchtung selbst vollzieht sich nach den Beobachtungen von van Beneden, Hertwig, Fol u. A. wie folgt. Bei gesunden Eiern dringt in der Regel nur ein Samenkörper in das Ei hinein: während der fadenförmige Schwanz verschwindet und sich darin aufzulösen scheint, bildet sich der Kopf zu einem kleinen rundlichen oder ovalen Körperchen um, dem Samen- oder Spermakern (Fig. 144, sk), „männlicher Vorkern"; um diesen Kern ordnet sich das Protoplasma der Eizelle radiär an, sodaß eine Strahlenfigur entsteht. Nunmehr bewegen sich Ei- und Samenkern auf einander zu, treffen nahe der Mitte des Eies zusammen und verschmelzen mit einander zum ersten Furchungskern (Fig 145, fk); an letzterem, um den die ganze Dottermasse strahlig angeordnet ist, spielen sich dann die zur Zellteilung führenden weiteren Veränderungen ab. Bei manchen Tieren, namentlich den Selachiern, dringen eine Reihe von Spermatozoen ins Ei ein, „Polyspermie".

Es sind aber auch Fälle (bei Ascaris megalocephala, bei Seeigeln etc.) bekannt geworden, in denen es zu einer wirklichen Vereinigung (Kopulation) vom männlichen und weiblichen Vorkern nicht kommt. Vielmehr bleiben hier, trotz der Aneinanderlagerung beider Kernarten, die chromatischen Bestandteile derselben (Chromosomen) lange Zeit, bis in die Furchung hinein, von einander getrennt; es gehen also die männlichen und die weiblichen Kernfäden unvermischt in die Teilungsprodukte über. Es scheint, neueren Untersuchungen zufolge, dieser Modus der Befruchtung weiter verbreitet zu sein, als derjenige, bei welchem Ei- und Spermakern völlig verschmelzen.

Fig. 144.

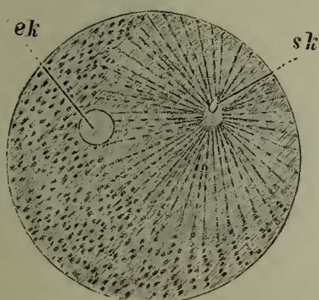
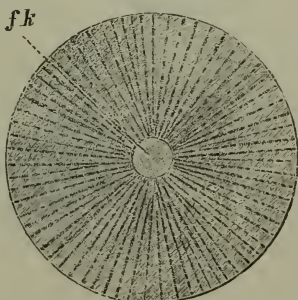


Fig. 145.



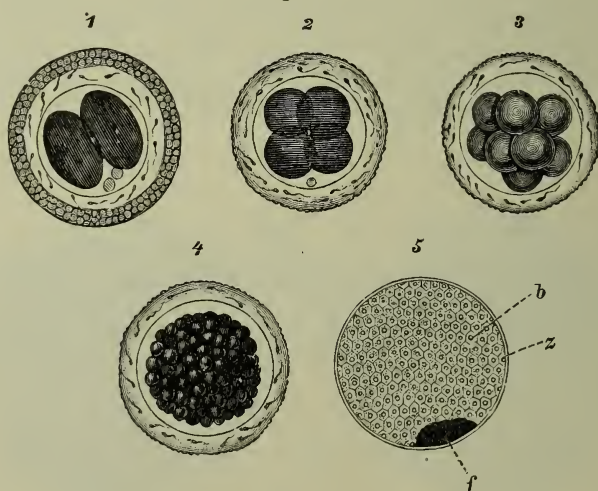
Befruchtungsprozeß.

Das Wesentliche der Befruchtung ist also die Vereinigung, Kopulierung (oder auch nur die Aneinanderlagerung) zweier ge-

schlechtlich differenzierter Zellkerne, des weiblichen Eikernes und des männlichen Samenkernes (weiblicher und männlicher Vorkern).

Furchung. An die Befruchtung schließt sich meist unmittelbar die weitere Entwickelung an, die damit beginnt, daß die befruchtete Eizelle sich in eine an Zahl immer mehr zunehmende Menge von Zellen teilt, welche die Bausteine für den zu bildenden Embryo abgeben; man nennt diesen Prozeß: die Furchung (Fig. 146, 1—4). Der Furchungskern streckt sich in die Länge, während sich zwei neue Strahlungen des Eiprotoplasmas um die Pole des sich streckenden Kernes entwickeln, dann teilt er sich in der Mitte, sodaß, indem beide Kernhälften in entgegengesetzter Richtung auseinanderweichen, zwei bläschenförmige Tochterkerne entstehen, dann erfolgt eine stets meridionale Einschnürung des Dotters in der Mitte, welche immer tiefer greift, und so entstehen zwei Dotterkugeln oder Furchungzellen (Fig. 146, 1), von denen jede einen Kern enthält. (Die peripherischen Zellagen in Abbildung 1 stellen die mit dem Ei zugleich ausgestoßenen Zellen des Follikelepithels vor.) Die Richtung und Stellung der ersten Teilungsebene ist eine streng gesetzmäßige: die Teilungsebene halbiert stets rechtwinklig die Achse des sich zur Teilung anschickenden Kernes. Diese Furchung ist zugleich die Andeutung für die Anlage der rechten und linken Körperhälfte. In derselben Weise erfolgt die Teilung beider Furchungskugeln in je zwei, sodaß nunmehr vier Furchungskugeln (2) entstehen; auch diese teilen sich wieder, es entstehen so acht Furchungskugeln (3), und so geht der Prozeß immer weiter:

Fig. 146.



Furchung des Eies und Bildung der Keimblase.

aus 8 werden 16, aus 16 werden 32, aus 32 werden 64 Kugeln. Schließlich besteht der Dotter aus einer großen Zahl dicht an ein-

ander gelegener und stark lichtbrechender membranloser Kugeln, sodaß er mit einer Maulbeere Aehnlichkeit hat; man spricht daher von „Maulbeerform des Eies" oder der Morula (4). Mit der Bildung der Morula ist der Prozeß der Furchung beendet. Während der Furchung ist das Ei etwas größer geworden. Dieser Prozeß spielt sich in der Regel schon ab, während das Ei sich aus dem Ovarium durch den Eileiter bewegt, und nur selten erst an dem schon in den Uterus gelangten Ei. Während des Furchungsprozesses verschwinden auch die dem aus dem Ovarium ausgestoßenen Ei anhaftenden Reste des Follikelepithels (1). Höchst wahrscheinlich ist der Furchungsprozeß am Hundeei etwa nach 5 Tagen, am Kaninchenei nach 3 Tagen beendet.

Bildung der Keimblase und Keimblätter. Weiter tritt mitten in der Morula zuerst nur wenig, dann immer mehr eiweißhaltige Flüssigkeit auf, die von außen, wie es scheint, aus dem Uterus eindringt. Je mehr die Flüssigkeitsmenge zunimmt, desto mehr werden die Furchungskugeln an die Peripherie, an die Dotterhaut (Zona pellucida) verdrängt und bilden nun eine einfache, dem Pflasterepithel ähnliche Wandschicht (Fig. 146, 5, b) von stark abgeplatteten hexagonalen Zellen, welche die Dotterhaut (z) innen vollständig auskleidet; die so entstehende kugelige Blase ist die Keimblase (5), „Blastulaform des Keimes". Ein Rest der kleineren, am meisten zentral gelegenen Furchungskugeln, der sich an der Bildung der Keimblase nicht beteiligt hat, wird an den einen Pol der Keimblase, den man Blastoporus nennt, gedrängt und bildet so einen nach innen vorspringenden Hügel (5, f), aus größeren, mehrfach über einander geschichteten Zellen bestehend. Diesen Pol des Eies, an dem sich eine mindestens doppelte Schicht von Zellen findet, und der als dunkler runder Fleck erscheint, nennt man Embryonalfleck (Area embryonalis) und die wandständige einfache Lage von Zellen: das äußere Keimblatt oder Ektoderm, auch Epiblast, die nur am Embryonalfleck gelegene innere Schicht: inneres Keimblatt oder Entoderm, auch Hypoblast. Beim Kaninchenei erscheint der Embryonalfleck etwa am 5. Tage, beim Ei von Mensch, Hund, Wiederkäuern und Dickhäutern am 10. bis 12. Tage. Nun wächst das Entoderm immer mehr durch Wucherung seiner Zellen nach dem dem Embryonalfleck gegenüberliegenden „vegetativen" Pol und bildet bald eine konzentrische innere Lage von Zellen, sodaß das Ei nunmehr einer zweischichtigen Keimblase entspricht. Währenddessen ist eine nur auf die Gegend des Embryonalfleckes beschränkte Verdickung des äußeren Keimblattes erfolgt, der Embryonalfleck hat eine mehr birnförmige Gestalt angenommen, „Embryonalschild". Nur die kleine als Embryonalschild bezeichnete nabelförmig vorspringende Verdickung der Keimblase, die sich mehr oder weniger von der übrigen Keimblase abschnürt und über deren Niveau erhebt, wird in den Embryo umgewandelt. Durch fortschreitende Zellwucherung, Ausstülpung und Faltung entsteht aus den primären Keimblättern ein mittleres Keimblatt, Mesoderm

oder Mesoblast. Aus diesen drei Blättern baut sich der Embryo auf, und zwar entsteht aus dem Ektoderm: die äußere Haut mit Haaren und Drüsen, die Horngebilde der Haut, ferner das gesamte Nervensystem, das Epithel der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Mundhöhle), die Augenlinse; aus dem Mesoderm: Muskeln, Bindesubstanzen (Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein), Blutgefäße, Harn- und Geschlechtswerkzeuge; aus dem Entoderm: das Epithel des Darmrohrs nebst den Anhangsdrüsen des Darmkanals (Leber, Pankreas) und das Epithel des Respirationsapparates (Kehlkopf, Trachea, Bronchien, Lungen).

Auf Grund neuerer Untersuchungen von Huxley, Kowalewsky, Ray-Lankaster, Haeckel u. A. wird der Vorgang der Keimblätterbildung, nach Hertwig's Darstellung, jetzt etwa so aufgefaßt: Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Teiles ihrer Oberfläche eine zweiblättrige Form, die Becherlarve oder Gastrula. Die beiden Lamellen des Doppelbechers sind das äußere und das innere Keimblatt; der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterierte Furchungshöhle, der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Oeffnung nach außen der Urmund.

Um den Aufbau der einzelnen Organe der Frucht aus den drei Keimblättern zu verstehen, empfiehlt es sich den Körper der Tiere so zu betrachten, wie er sich in seiner einfachsten Form beim niedersten Wirbeltiere, dem Lanzettfischchen (Amphioxus lanceolatus), darstellt, nämlich als bestehend aus einer weiten zylindrischen Röhre, der eine engere zylindrische Röhre aufsitzt und mit der größeren auf ein Stück der Circumferenz in ganzer Länge fest verwachsen ist. Das größere Rohr, dessen Lichtung dem Lumen des Darmrohrs entspricht, besteht von innen nach außen aus folgenden konzentrischen Schichten: Darmepithel, Darmschleimhaut, viscerales Blatt der Serosa (der Brust- und Baucheingeweide), parietales Blatt der Serosa, Rumpfmuskeln, Rumpfknochen, Rumpfhaut der Bauchfläche und der Seitenteile der Rückenfläche. Zwischen der parietalen und visceralen Serosa bleibt ein schmaler Spalt, die Anlage der Brust- und Bauchhöhle (Pleuroperitonaealhöhle). Das engere Rohr, dessen enges Lumen dem Zentralkanal des Nervensystems entspricht, besteht von innen nach außen aus dem Rückenmark, dessen Häuten, den Wirbelringen, den Muskeln, die das Wirbelrohr umgeben, und der Haut des mittleren Teils der Rückenfläche. Die ganze Anlage ist rechts und links gleichmäßig angeordnet, bilateral-symmetrisch zu denken.

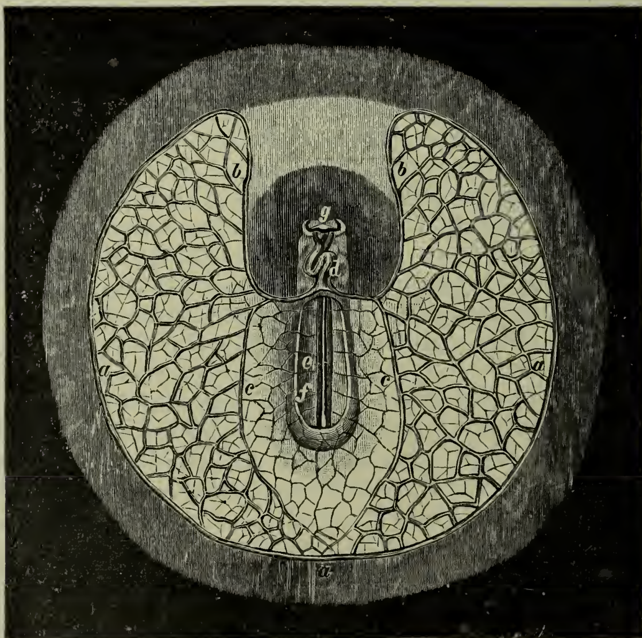
Medullarrohr und Hornplatten. Wir verließen die Keimblase in dem Zustande, wo dieselbe infolge von Wucherungsvorgängen im Bereiche des Embryonalfleckes die drei Blätter gebildet hatte. Nun erfolgt die Zellwucherung am Embryonalfleck vorherrschend peripherisch, dadurch wird der peripherische Teil, der Rand dunkler als die Mitte, und man unterscheidet nun die hellere Mitte, welche zunächst eiförmig ist, als hellen Fruchthof, Area pellucida, und den dunkleren Rand als dunklen Fruchthof, Area opaca. Diese Bildung erscheint am Kaninchenei etwa am 7. und 8. Tage nach der Befruchtung. Weiter erscheint in der Mitte des hellen Fruchthofes ein fast ovaler Fleck, der Urkeim oder die Embryonal-

anlage, der später durch eine Einschnürung mehr Biskuitform annimmt und umgeben ist von zwei Ringen, dem Rest des hellen Fruchthofes und, peripherisch von diesem, von dem dunklen Fruchthof. In der Längsachse der Embryonalanlage und zwar auf der äußeren Fläche des Ektoderms erscheint nun eine feine Rinne, die Primitivrinne, welche sich mehr und mehr vertieft und zur Rückenfurche wird. Der zu beiden Seiten der Furche gebildete Wall des äußeren Keimblattes verdickt sich, und dadurch springen rechts und links von der Rückenfurche zwei Wülste hervor, die Mark- oder Rückenwülste, welche sich mehr und mehr erheben und gegen die Mittellinie krümmen, „Medullarplatten", bis ihre freien Ränder einander berühren und verwachsen. So entsteht das Medullarrohr. Die beiden seitlichen Abschnitte des Ektoderms, welche sich von den zentralen, den Markwülsten, abgeschnürt haben und nun als Hornplatten bezeichnet werden, wachsen auf einander nach der Mitte zu, ziehen über die Rückenfläche des Medullarrohrs hinüber und verwachsen mit einander. Das Medullarrohr stellt die Anlage des Zentralnervensystems vor; aus ihm bildet sich Rückenmark und Gehirn samt den als blasige Ausstülpungen aus letzterem entstehenden Sinnesorganen. Das Lumen des Medullarrohrs wird zum Zentralkanal und dessen Fortsetzungen im Gehirn: Aquaeductus Sylvii und Hirnventrikel. Aus den Hornplatten geht die gesamte Epidermis mit allen Epidermoidalgebilden (Haare, Nägel, Hörner, Hufe, Krallen, Federn) und mit den drüsigen Gebilden (Talgdrüsen, Schweißdrüsen) hervor, ferner die Epithelien und Schleimdrüsen der Nasen- und Mundhöhle samt den Speicheldrüsen, endlich die Epithelien des Endstückes des Mastdarms (Afterdarm).

Bildung der Wirbel, des Rumpfes und der Leibeshöhle. Während im Ektoderm sich das Medullarrohr bildet, beginnt auch das Mesoderm sich zu differenzieren. Zunächst tritt in der Axe des letzteren, unmittelbar unter dem Medullarrohr, ein schmales, auf dem Querschnitt rundliches Gebilde auf, das einen durch die Länge der Embryonalanlage sich erstreckenden zylindrischen Stab darstellt und Chorda dorsalis oder Rückensaite heißt. Die beiden seitlichen Hälften des Mesoderms scheiden sich nun in die beiden zunächst der Chorda und dem Medullarrohr gelegenen dicken längsverlaufenden Platten, die Urwirbelplatten, und die peripherisch davon gelegenen Seitenplatten. Die Urwirbelplatten teilen sich der Quere nach in eine Anzahl würfelförmiger Gebilde, die Urwirbel, aus denen die Wirbel (die Wirbelkörper ausgeschlossen), ferner die Muskeln und Bänder der Wirbelsäule hervorgehen. Die Urwirbel zerfallen in eine dorsale Platte, die Muskelplatte, und die eigentlichen Urwirbel. Letztere umwachsen durch Aussendung von Fortsätzen das Medullarrohr und die Chorda; so entstehen die häutigen Wirbelbögen, während aus der Chorda die häutigen Wirbelkörper hervorgehen. Die Gliederung des häutigen Wirbelrohrs erfolgt in der Weise, daß in der Mitte jedes Urwirbels eine Trennungslinie auftritt, die erste Anlage des Intervertebral-

knorpels; zwei zunächst auf einander folgende Trennungslinien schließen nun den definitiven Wirbelkörper ein; jeder Wirbelkörper besteht somit aus den nächst angrenzenden Hälften zweier Urwirbel. Die nach außen von den Urwirbeln gelegenen Seitenplatten spalten sich ihrer Dicke nach in die mit der Hornplatte des Ektoderms sich innig verbindende dorsale Hautfaserplatte und die mit dem Entoderm sich vereinigende ventrale Darmfaserplatte. Indem die beiden Platten in der Nähe der Urwirbel noch mit einander zusammenhängen (Mittelplatte) und erst dann auseinanderweichen, entsteht zwischen Haut- und Darmfaserplatte ein zunächst nur schmaler Spalt, der die erste Anlage der Pleuroperitonealhöhle vorstellt. Die äußeren peripherischen Ränder der Haut- und Darmfaserplatten senken sich alsdann nach unten, wachsen, wie wir dies schon bei der Bildung des Medullarrohrs kennen gelernt haben, einander entgegen, sodaß eine nach unten, nach der Höhle der Keimblase zu weit offene Höhle, die Anlage der Leibeshöhle entsteht. Und zwar bilden sich aus der Hautfaserplatte die Wände der Leibeshöhle (die Wirbel und den aus den Hornplatten hervorgegangenen Rückenteil ausgenommen), aus der Darmfaserplatte das ganze Darmrohr ausschließlich des Epithels. Die Mittelplatten, die der Chorda zunächst gelegenen Verbindungstücke der Haut- und Darmfaserplatte, wachsen auf einander zu, verbinden

Fig. 147.



Fruchthof mit Anlage des Gefäßsystems, von der Bauchseite gesehen.

sich ventral von der Chorda und bilden so die Anlage des Gekröses, weshalb sie auch „Gekrösplatte" heißen. In dem Raume, der von der Urwirbelplatte, der Hornplatte und der Mittelplatte eingeschlossen ist, treten die Urnierenstränge oder Wolff'schen Körper auf, in denen bald eine Höhlung bemerkbar wird, der Urnierengang, die erste Anlage der Harn- und inneren Geschlechtsorgane.

Erste Anlage des Gefäßsystems. Aus dem Mesoderm bildet sich endlich auch das Gefäßsystem (Fig. 147). Schon vor der Anlage der Urwirbel differenzieren sich die Gefäße zuerst als solide Zellstränge, die weiterhin hohl werden; etwa zugleich mit den Urwirbeln treten auch rote Blutkörperchen darin auf, die aus den zentralen Zellen der Stränge hervorgehen. Aus der Darmfaserplatte entwickelt sich nahe dem vorderen oder Kopfende des Embryos das Herz in Form eines geraden Stranges, in dem bald eine Höhlung auftritt; dann krümmt sich der Herzschlauch S-förmig (d) und beginnt nun (beim Hühnchen schon am 2., beim Kaninchen am 8., beim Menschen gegen den 15. Tag) rhythmisch zu pulsieren, obwohl er noch aus einfachen rundlichen Zellen, ohne Andeutung von Muskelfasern, besteht. Aus der vorderen (oberen) Hälfte des Herzschlauchs entspringen zwei Aorten, die sich zuerst nach vorn (oben), dann nach hinten wenden und sich zu einem kurzen Aortenstamm (Aorta principalis) vereinigen. Aus diesem gehen die beiden primitiven Aorten (e) hervor, die zu beiden Seiten der (in der Figur weiß dargestellten) Chorda nach hinten verlaufen. Jede dieser Aorten gibt 4—5 quer ziehende Aeste ab, die Aa. omphalo-meseraicae (f), welche sich über den Fruchthof hinaus auf die Keimblase verzweigen; aus diesem Gefäßnetz sammelt sich am Rande des Gefäßhofs das Blut zu einer starken Vene, der Vena terminalis oder Randvene (a), die am vorderen Ende des Embryos sich rückwärts wendet und mit zwei Aesten, den Vv. omphalo-meseraicae (b) in das Herz und zwar in dessen linken unteren Teil einmündet; vorher erhalten diese Venen noch von der Grenze des Fruchthofs je einen starken hinteren Ast (c).

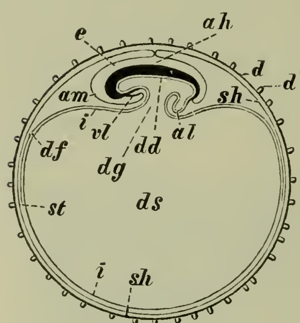
Bildung des Darms. Sobald das Gefäßsystem angelegt ist, beginnt auch das Entoderm sich zu differenzieren, und zwar entsteht in der Achse der Anlage eine rinnenförmige Vertiefung, die Darmrinne, die immer tiefer wird, während die Randwülste (in ähnlicher Weise, wie die Rückenwülste zu den Seiten der Primitivrinne [S. 663]), auf einander zuwachsen. Da die Darmfaserplatte des Mesoderms innig mit dem Entoderm verbunden ist, macht erstere die Rohrbildung mit, und zwar entstehen aus ihr die Muskulatur, das Bindegewebe und die Gefäße des Darms, während das Entoderm die Darmepithelien und die Drüsen der Darmwand liefert. Der Abschluß des Darmrohrs gegen die Keimblase ist nur nach oben, „Vorderdarm", und nach unten, „Beckendarm", vollständig, während das Rohr in der ganzen übrigen Fruchtanlage nach der Bauchseite zu eine Oeffnung zeigt, den Dottergang

(dg, Fig. 148), der eine Verbindung der Darmhöhle mit der Keimblase, die jetzt Dottersack (ds) oder Nabelblase heißt, herstellt. Die Anhangdrüsen des Darms: Leber, Pankreas, endlich die Lungen entstehen als größere Ausstülpungen des Entoderms in die Pleuroperitonaealhöhle.

Nunmehr ist die Embryonalanlage zu einem Doppelrohr abgeschlossen, nur daß das Leibesrohr ebenso wie das in demselben gelegene Darmrohr nach der Keimblase zu weit offen sind; in der Längsachse treten beide durch die Gekrösanlage in Verbindung.

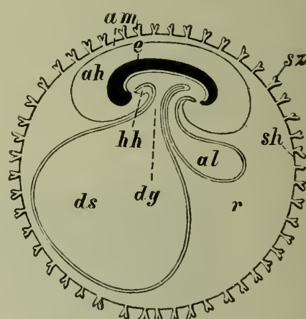
Bildung der Eihüllen. Die Hautfaserplatte des Mesoderms und die Hornplatte des Ektoderms, die beide mit einander verbunden die Leibeswand gebildet hatten, schlagen sich, von der Darmfaserplatte abgehoben, an der Grenze des Fruchthofs auf die Keimblase mit einer Falte, der Amnionfalte (Fig. 148, a m) um, krümmen sich über den Rücken des Embryos und wachsen in der Mitte zu-

Fig. 148.



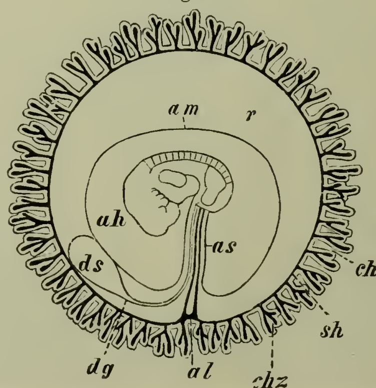
Ei mit Amnionsack, seröser Hülle und Anlage der Allantois.

Fig. 149.



Ei mit seröser Hülle und Allantois

Fig. 150.



Ei mit Amnion, Chorion und Allantois.

sammen. So wird der Embryo allseitig von einer Blase umgeben, dem Amnion. Die Höhle zwischen Embryo und Amnion, die Amnionhöhle (a h), wird von Fruchtwasser ausgefüllt, einer 3—4 pCt. feste Stoffe enthaltenden serösen Flüssigkeit (S. 208), die wahrscheinlich z. T. als ein Bluttranssudat aufzufassen ist. Indem nun die oberflächliche Lamelle der Amnionfalte mit dem übrigen Teile des Ektoderms eine besondere blasenförmige äußere Eihülle, die seröse Hülle (s h), bildet und diese mit der äußeren Eihaut, der Zona pellucida, verwächst, entsteht das Chorion.

Nach der Bildung des Amnion wird der Dottergang (d g) von hinten nach vorn enger und schnürt sich so mehr und mehr vom Darm ab (Fig. 149, d g); vom Hinterdarm aus entwickelt sich ein blasiges Gebilde, die Allantois oder der Harnsack (a l), deren innere Schicht vom Darmepithel des Entoderms und deren Außenschicht von der Darmfaserplatte des Mesoderms geliefert wird. Je mehr die Allantois wächst, desto kleiner wird der Dottersack (d s); dann umwächst sie das Amnion, dessen Höhle inzwischen durch Ansammlung von Fruchtwasser sich vergrößert hat, legt sich an die Innenwand des Chorion (ch) an und verwächst mit diesem (Fig. 150). Die Kommunikation zwischen der Allantois und dem Hinterdarm, dem Stiel der Allantois, bildet der Harngang oder Urachus. Die Allantois enthält eine Flüssigkeit, die Allantoisflüssigkeit oder das falsche Fruchtwasser, das leicht gelblich, klar und von schwach saurer Reaktion, 4—5 pCt. feste Stoffe, darunter nicht unbeträchtlich Harnstoff und Salze, ferner Allantoin (S. 248) und wenig Eiweiß enthält und wohl im wesentlichen als Exkret der Nieren des Fötus anzusehen ist. Die Allantois führt die Blutgefäße, welche den primitiven Aorten entstammend zum Chorion treten und auf dessen Außenwand baumförmige Verästelungen, die Chorionzotten (ch z) bilden; letztere, bei den höheren Säugetieren in die Uterinschleimhaut der Mutter hineinwachsend, vermitteln die Ernährung des Embryos aus dem Blute der Mutter; wir kommen darauf zurück (S. 672). Sobald diese neuen Blutbahnen hergestellt sind, ist der Dottersack (d s), der bisher die Nahrung für den Embryo geliefert hatte, entbehrlich und schrumpft nun bei den meisten Tieren zu einem ganz kleinen Bläschen (Fig. 150, d s) zusammen.

Inzwischen hat sich die Rücken- und die Bauchwand des Embryos vollständig gebildet. Die Hornplatten des Ektoderms und die Hautfaserplatte des Mesoderms, welche auch die Amnionfalte herstellen, krümmen sich stark nach der Bauchseite zu, wachsen in der uns schon bekannten Weise von rechts nach links auf einander zu, sodaß nur eine Oeffnung, der Dottergang, in der Leibeswand wie in der noch nicht zum Rohr abgeschlossenen Darmwand (S. 665) bleibt. Mit zunehmender Entwicklung der Allantois verödet der Dottersack und der Dottergang mehr und mehr. Schließt sich nun das Darmrohr und die Bauchwand zum Nabel, so haben wir eine Verschlußstelle am Darm, den Darmnabel, und eine in der

Haut, den Hautnabel. Durch den Hautnabel tritt der Stiel des Harnsacks, der Urachus, welcher eine Verbindung zwischen dem in der Leibeshöhle gelegenen die Anlage der Harnblase des Fötus bildenden Hinterdarm und der Allantois herstellt.

Auf dieser Stufe der Entwicklung sind nunmehr alle wesentlichen Teile des Embryos angelegt; die Ausbildung der einzelnen Organanlagen, das weitere Wachstum des Fötus kann jetzt, wo neue Ernährungswege durch die Allantois hergestellt sind, in schnellerem Maße erfolgen, als dies bisher der Fall gewesen ist. Selbst bei denjenigen Säugetieren, deren Föten intrauterin eine lange Entwicklungszeit durchmachen, wie bei Mensch, Pferd, Rind u. a. ist gegen Ende der 3. oder Anfang der 4. Woche nach der Befruchtung die Entwickelung bis zur Anlage der Allantois und damit zu einer innigeren Verbindung zwischen Frucht und Mutter gediehen, und die gesamte übrige, 10—13 mal so lange Zeit des intrauterinen Aufenthalts der Frucht wird nur für die definitive Ausbildung der einzelnen Embryonalanlagen und das Wachstum der einzelnen Teile wie des Embryos im ganzen verwertet, deren Ausführung Gegenstand der speziellen Entwicklungslehre ist.

Herstellung der innigeren Verbindung zwischen Muttertier und Frucht. Die sonst nur während der Menstruation resp. Brunst unterhaltene Blutüberfüllung des Uterus wird, sobald Befruchtung erfolgt, stationär und zwar für die ganze Dauer der Gravidität. Das in der Schleimhaut des Uterus sich fixierende Ei übt einen gewaltigen Reiz aus. Die Schleimhaut des Uterus wird sehr blutreich und stark serös durchtränkt, sie schwillt, dementsprechend wachsen die einzelnen Teile; Epithelien und Uterindrüsen, auch die Schleimabsonderung der Drüsen wird reichlicher. Das fettig entartende und zerfallende Epithel bildet mit dem Drüsensekret eine schleimig-emulsive Masse, die sog. Uterinmilch. Durch massenhafte Wucherungen der tubulösen Uterindrüsen wird das kleine Ei so vollständig überwuchert, daß es ganz in die Uterinschleimhaut eingebettet ist. Diese wuchernde Schleimhaut heißt Membrana decidua, die hinfällige Haut, und zwar unterscheidet man den überall die Innenfläche des Uterus auskleidenden Teil als Decidua vera von dem Stück der Schleimhaut, welches das Ei überwuchert hat, als Decidua capsularis; die letztere kommt nur dem Menschen zu. Der Teil der Schleimhaut, dem das Ei direkt auflagert, heißt Decidua basalis. Je größer das Ei wird, desto mehr nähert sich die Oberfläche der D. capsularis der der D. vera, bis schließlich beide einander innig berühren. Infolge der starken Dehnung, welche die D. capsularis erfährt, veröden allmählich ihre Drüsen und Gefäße. Weiterhin geschieht das Nämliche an der D. vera, und schließlich gegen Ende des zweiten Drittels der Gravidität bilden beide Deciduen nur eine dünne Haut. Bei Säugetieren (außer dem Menschen), bei denen der Uterus aus zwei Hörnern besteht, wächst, wenn die Frucht resp. die Früchte nur in einem Horn liegen, dieses

viel bedeutender als das andere Horn, sodaß der Uterus dadurch unsymmetrisch wird. Unter dieser reichlichen Ernährung nehmen die glatten Muskelfasern des Uterus durch Neubildungs- und Wachstumsvorgänge außerordentlich an Zahl sowie an Größe zu, sodaß, auch wenn mit dem fortschreitenden Wachstum der Frucht der Uterus mehr und mehr ausgedehnt wird, doch ungeachtet der Umfangzunahme die Wanddicke nicht abnimmt, eher noch eine Zunahme zeigt.

Sobald sich das erste Gefäßsystem entwickelt hat, beim Menschen gegen Ende der 2. Woche, führen die Vasa omphalomeseraica (S. 665) Ernährungsmaterial aus dem Dottersack dem Embryo zu. Mit der Bildung der Allantois, gegen Ende der 3. Woche, ändert sich dies Verhältnis. Die Allantois, welche sehr früh vom Ende der beiden primitiven Aorten (S. 665) Gefäße erhält, führt mittels ihres Stiels, des Urachus, die fötalen Gefäße und zwar die beiden Aa. umbilicales bis an die Peripherie des Eies, bis an das Chorion heran, zu dessen Innenschicht (Endochorion) das äußere bindegewebige und gefäßreiche Blatt des Allantoissackes wird. Nun beginnt die von der serösen Hülle des Eies stammende äußere Epithelialschicht (Exochorion) des Eies zu wuchern; im ganzen Umfange des Eies erheben sich zottenförmige Exkreszenzen, die hohl werden und in die hinein, gegen Ende der 3. Woche, die bindegewebige Schicht mit den Allantoisgefäßen wuchert (Fig. 150, S. 666): so entstehen die gefäßreichen Chorionzotten (Chorion frondosum); in jede Zotte führt ein Ast der Nabelarterie hinein und löst sich in ein Kapillarnetz auf, aus dem sich eine kleine Vene sammelt. Diese Chorionzotten wuchern in die Uterusschleimhaut hinein und bilden, beim Menschen vom Anfang des 3. Monats, mit dieser die Placenta, den Mutterkuchen, in dem die Gefäße der Frucht von den kavernösen Gefäßen der Mutter dicht umgeben sind, sodaß zwischen dem Blute beider ein Stoffaustausch stattfinden kann.

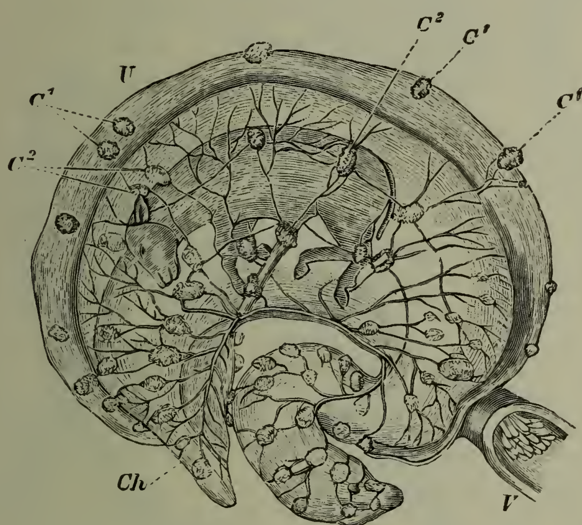
Die Bildung der Placenta ist nach den Beobachtungen von Home, Owen, Milne-Edwards und E. H. Weber bei den einzelnen Säugetieren verschieden. Nur bei den Beuteltieren (Känguruh, Beutelmarder, Beutelratte u. a.) und bei den Schnabeltieren (Monotremata) fehlt es an einer festen Verbindung zwischen Mutter und Frucht; die Eier bleiben lose im Uterus und ohne Gefäßentwicklung auf dem Chorion. Diese Tiere entbehren einzig und allein des Chorion, sie sind Mammalia achoriata. Hier werden die Jungen zu einer Zeit geboren, wo sie noch nicht reif sind, und diese Föten müssen in den Beuteltaschen des Muttertieres weiter zu selbständiger Lebensfähigkeit entwickelt werden. Bei allen übrigen Säugetieren wird die seröse Hülle zur Zottenhaut (Chorion), sie sind Mammalia choriata. Bei den Einhufern (Pferd, Esel), ferner bei den Dickhäutern (den Elephant ausgenommen), beim Kameel und beim Walfisch bilden sich diese Chorionzotten über die ganze Oberfläche des Chorion gleichzeitig

zerstreut aus. Diese kleinen, selten mehr als 1—2 mm langen Zottenbüschel stehen dicht auf dem Chorion auf und dringen in kleine Vertiefungen der geschwollenen Uterinschleimhaut zwischen die Mündungen der Uterindrüsen ein. Durch die kleinen Zotten kreist das Blut des Embryos und, indem in den Vertiefungen das Blut der Mutter zirkuliert, liegen hier in den Zotten Gefäße der Mutter und des Kindes dicht bei einander; es findet eine Membrandiffusion (S. 193) zwischen beiden Blutarten statt. Bei der großen Oberfläche des Chorion und der Unzahl von Zotten kann so eine genügende Ernährung der Frucht durch das Muttertier stattfinden. Beim Schwein finden sich nur im mittleren Teil des langgestreckten Chorion Zotten, nicht aber an beiden Enden. Bei den übrigen wird die seröse Hülle streckenweise zu einem Mutterkuchen, placenta, umgebildet, diese Tiere sind eigentliche placentalia. Bei allen Wiederkäuern, das Kameel ausgenommen, zeigt die Allantois nur von Strecke zu Strecke, aber in der ganzen Eiperipherie große zottenartige Exkreszenzen, die in entsprechende hypertrophische Abschnitte der Uterinschleimhaut hineinwuchern, sodaß sich so viele kleine Placenten, sog. Kotyledonen, bilden, als Zotten vorhanden sind. Jede Kindeszotte steckt in dem zugehörigen Kotyledo des Muttertieres wie der Finger im Handschuhfinger. Wird bei der Geburt die Frucht ausgestoßen, so ziehen sich die Zotten aus den Kotyledonen einfach heraus, ohne daß die Schleimhaut verletzt wird uud ohne daß es zu einer Blutung kommt: die Cotyledonen bleiben auch für eine spätere Befruchtung benutzbar. Bei den übrigen Tieren (Mensch, Affe, Karnivoren, Nagetiere, sowie Elephant) treten feste Verbindungen zwischen Mutter und Kind auf, derart, daß die Uterinschleimhaut zerrissen und z. T. mit dem Ei ausgestoßen wird, wenn die Lösung der Frucht erfolgt. Hier verwachsen nur die Zottenbüschel des Chorion frondosum mit einem bestimmten Abschnitt der Uterinschleimhaut, der Decidua basalis, es kommt zur Bildung eines eigentlichen Mutterkuchens, einer Placenta; der übrige Teil des Chorion bildet eine glatte dünne Membran mit kleinen atrophischen, der Blutgefäße entbehrenden Zotten (Chorion laeve). Mensch, Affe, Nagetiere (z. B. Kaninchen, Maus), Insektivoren, Fledermaus und Elephant besitzen eine scheibenförmige Placenta (Pl. discoidea), sie sind Mammalia discoplacentalia; Chorionzotten wachsen nur an dem einen Ende der Eiperipherie, an der Placentarstelle, in die Uterinschleimhaut hinein. Bei den Karnivoren dagegen umgibt die Placenta in Form eines Ringes oder Gürtels den zylindrischen Eisack, Pl. zonaria, die Karnivoren sind Zonoplacentalia. In der Placenta zirkuliert das mütterliche Blut in großen sinuösen Räumen zwischen den Verästelungen der Chorionzotten, sodaß das Blut der Frucht nur durch das einschichtige Endothel und das Bindegewebe der feinen Zöttchen vom Blute der Mutter getrennt ist.

Die Allantois persistiert bei den meisten Säugetieren als eine mit Wasser gefüllte Blase, am vollständigsten beim Pferde, bei

dem der innere, der Amnionsack, in dem die Frucht liegt, von einem äußeren, dem Allantoissack, vollständig umschlossen ist. Beim Menschen geht die Höhle der Allantois bis auf die von ihr getragenen Gefäße zu Grunde, sodaß gleich unter dem Chorion das Amnion liegt und beide nur durch eine dünne Flüssigkeitschicht getrennt sind. Die Nabelschnur, die morphologisch dem Stiel des Allantoissackes entspricht, enthält nach außen die Scheide des Amnion, dann die Ueberbleibsel der Allantois, von der höchstwahrscheinlich die Wharton'sche Sulze, das gallertartige unreife Bindegewebe, die Grundlage des Nabelstranges, stammt, ferner die beiden zur Placenta gehenden Umbilikalarterien und die zurückführende Nabelvene, endlich den Dottergang mit dem Rest des Nabelbläschens.

Fig. 151.

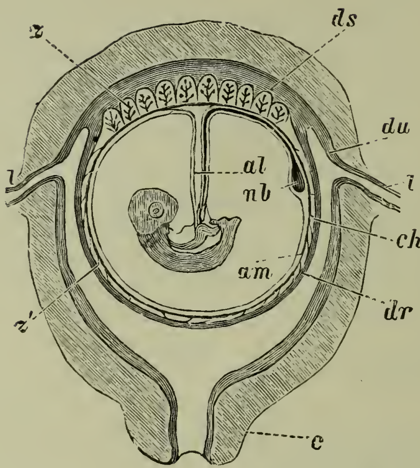


Uterus einer trächtigen Kuh.

Die Bildung der Eihüllen der Säugetiere und die Verbindung zwischen Foetus und Muttertier sei an den wichtigsten Typen, dem der Wiederkäuer und dem des Menschen gekennzeichnet. Fig. 151 gibt den Durchschnitt durch den Uterus einer Kuh, in der Tragezeit (nach Colin). V ist Vagina, U Uterus, Ch Chorion, C_1 die Kotyledonen des Uterus, C_2 die foetalen Kotyledonen; die Zahl der Kotyledonen schwankt bei den einzelnen Arten in weiten Grenzen, z. B. 60—100 bei Schaf und Kuh, nur 5—6 beim Reh.

Fig. 152 gibt den schematischen Durchschnitt durch den schwangeren menschlichen Uterus mit darin liegendem Embryo: al stellt den Allantoisstiel vor; nb das Nabelbläschen; am Amnion; ch Chorion; ds Decidua basalis; du Decidua vera; dr Decidua capsularis; l Eileiter; c Cervix uteri; z Zotten der Placenta foetalis; z_1 Zotten des Chorion laeve.

Fig. 152.



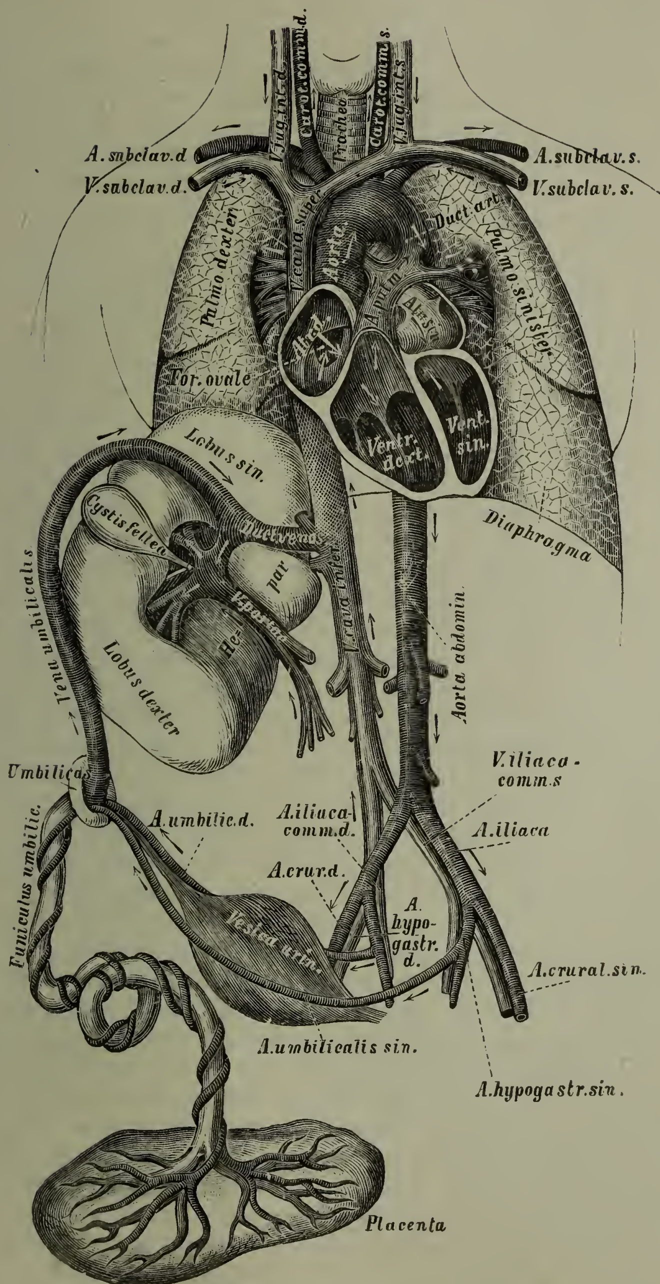
Menschlicher Uterus mit Embryo.

Gelangen mehrere befruchtete Eier zur Entwicklung, wie nur selten bei den großen Säugetieren (Mensch, Pferd, Rind), häufig bei den kleineren (Ziege, Schwein, Katze, Hund, Kaninchen), so erhält jedes die Eihüllen für sich und ebenso jedes eine Placenta.

Die Ernährung des Säugetierfötus findet wohl ausschließlich durch die Placenta statt; das Fötalblut muß, sobald es kohlensäurereicher und sauerstoffärmer als das mütterliche Blut ist, diesem Sauerstoff entziehen und dafür die überschüssige Kohlensäure ihm übergeben (S. 97), wie dies auch Zuntz und I. Cohnstein durch vergleichende Analyse der Gase des Nabelarterien- und Nabelvenenblutes direkt nachgewiesen haben. Unter dem hohen Druck in den mütterlichen Gefäßen der Placenta werden aber auch aus dem mütterlichen Blute Wasser, Eiweißstoffe, Zucker, Mineralsalze in die Interstitien der Placenta transsudieren (S. 198), und dieses dem Blutplasma nahestehende Transsudat kann von den unter geringerem Druck stehenden Blutgefäßen der Frucht resorbiert werden, sodaß auf diesem Wege der Fötus, außer dem für die Lebensprozesse unentbehrlichen Sauerstoff, auch noch die zu seiner Ernährung und seinem Wachstum erforderlichen Stoffe erhält; für Wasser, Zucker und Salze haben Zuntz und Cohnstein einen lebhaften osmotischen und Diffusionstrom zwischen mütterlichem und fötalem Blute nachgewiesen. Während des intrauterinen Lebens wird dem Fötus der Sauerstoff ausschließlich durch die Placenta zugeführt; auch wenn die Lungen sich vollständig entwickelt haben, liegen sie kollabiert, „atelektatisch“ (S. 116) in der Brusthöhle, und es kommt erst dann zu einer Inspirationsbewegung, wenn die Kommunikation des Fötalblutes mit dem Mutterblute d. h. des Fötus mit der Placenta abgeschnitten wird.

Kreislauf des Fötus. Mit der Entstehung der Allantois und dem durch sie hergestellten Placentarkreislauf (bei den großen Säugetieren vom Anfang des dritten Monats bis zum Ende des Fötallebens) erlischt der erste sog. Dottersackkreislauf (S. 664, Fig. 147). Die Differenzierung des Herzens anlangend, wird zuerst ein pulsierender Venensack und Aortenbulbus am Herzschlauch, der zur Herzkammer wird, bemerkbar. Dann tritt sowohl in der Kammer wie im Venensack, der sich zur Vorkammer entwickelt, eine Scheidewand auf, wodurch beide in eine rechte und linke Hälfte

Fig. 153.



Kreislauf des Fötus.

zerfallen; die rechte Vorkammer steht mit der linken durch eine in der Scheidewand bleibende Oeffnung, das Foramen ovale, in Verbindung. Dann entwickeln sich die großen vom Herzen abgehenden Arterien; vom linken Ast der Pulmonalarterie entwickelt sich eine Verbindung zum Aortenbogen durch den Ductus Botalli (bereits von Galen [ca. 150 n. Chr.] beschrieben). Die Zirkulation im Fötus erfolgt nun folgendermaßen (Fig. 153). Die beiden Aa. umbilicales, die Hauptäste der Aa. iliacae, leiten das Blut des Fötus durch den Nabelstrang (Funiculus umbilicalis) in die Placenta, woselbst der Austausch mit dem mütterlichen Blute stattfindet. Die V. umbilicalis. deren Blut heller rot ist als das der Nabelarterie und nach Zweifel auch die beiden Streifen des Oxyhämoglobins erkennen läßt, führt das zur Ernährung und Atmung des Fötus taugliche, arteriell gewordene Blut durch den Nabelstrang zur Leber. Ein Teil davon ergießt sich in die Leber und gelangt durch die V. hepatica in die V. cava inf., ein anderer geht durch den Ductus venosus Aranti direkt in die V. cava inf., welche das aus den unteren Extremitäten zurückkehrende venöse Blut des Fötus enthält. Der oberhalb der Leber gelegene Teil der V. cava inf. führt also gemischtes (arterielles und venöses) Blut zum rechten Vorhof (Atrium dextrum). Hier mischt sich das Blut wieder mit dem venösen der V. cava superior, sodaß gemischtes Blut, sowohl in die rechte Kammer (Ventr. dext.), als durch das Foramen ovale in die linke Vorkammer (Atr. sin.) einströmt. Vermöge anatomischer Verhältnisse strömt indes das venöse Blut der V. cava sup. zumeist in die rechte Kammer, das gemischte der V. cava inf. dank der an ihr angebrachten Klappenvorrichtung, zumeist in die linke Vorkammer. Da die Lungen kollabiert sind, also das Gebiet der Pulmonalarterie wenig entfaltet ist, ergießt sich von dem aus dem rechten Herzen in die Pulmonalarterie ausgetriebenen Blute ein Teil durch den Ductus Botalli (Duct. art.) in die Aorta. Das gemischte Blut der V. cava inf. gelangt aus dem rechten Vorhof durch das For. ovale in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und in den Anfangsteil der Aorta, sodaß die vom Aortenbogen abtretenden Aa. carotides und subclaviae mit gemischtem, aber mehr arteriellem Blute gespeist werden. In die Aorta descendens strömt durch den Ductus Botalli das mehr venöse Blut des rechten Ventrikels, sodaß das Stromgebiet der Aorta descendens, also auch die Nabelarterien mit einem mehr venösen als arteriellen Blute gespeist werden. Es ist demnach hinsichtlich der Ernährung die obere Körperhälfte gegenüber der unteren bevorzugt und daraus erklärt sich auch, daß in den früheren Perioden der Entwicklung die obere Hälfte der unteren stets vorauseilt. Bemerkenswert ist endlich, daß nach Zuntz und Cohnstein der arterielle Druck bei Säugetierföten kaum halb so groß, der venöse Druck jedoch höher als bei Neugeborenen ist; die fötale Druckdifferenz zwischen arteriellem und venösem Blute (Gefälle) ist kaum halb so groß als beim erwachsenen Tier.

Erfolgt nun bei der Geburt der Frucht die Loslösung der Placenta und damit die Aufhebung des Placentarkreislaufs, so wird das Blut des Fötus schnell venös, d. h. (sauerstoffarm und kohlensäurereich und damit der Reiz des die Med. oblong. umspülenden Blutes so stark, daß durch Erregung des Atemzentrums (S. 469, 512) die erste Inspirationsbewegung ausgelöst wird. Aehnlich wirkt nach Zuntz Erstickung des Muttertiers. Infolge davon werden die Lungen des Fötus ausgedehnt und durch Aspiration das Pulmonalgefäßgebiet so entfaltet, daß von diesem Zeitpunkte ab das Blut des rechten Ventrikels allein in die Lungenarterie getrieben, dort arterialisiert wird und arteriell durch die Lungenvenen in den rechten Vorhof einströmt. Dadurch steigt der Druck im linken Vorhof so an, daß er dem im rechten Vorhof, in den wegen Fortfalls der Placentarzirkulation weniger Blut aus der V. cava inf. gelangt, zum mindesten das Gleichgewicht hält oder ihn gar übersteigt: ein Uebertritt des Blutes aus dem linken Vorhof in den rechten bei Ueberdruck im linken wird durch die ventilartige Klappe des For. ovale verhindert. Ferner sinkt, sobald der Lungenkreislauf sich entfaltet hat, der Druck im rechten Herzen so sehr, daß kaum noch Blut in den Duct. Botalli von der Lungenarterie aus gelangt, während der Druck im linken Herzen und damit in der Aorta entsprechend zunimmt; der gesteigerte Aortendruck schließt nach P. Strassmann die der Mündung des Ductus vorgelagerte Klappe, eine die Einmündungstelle überdachende klappenartige Duplikatur der Aortenintima. Mit dem Abschluß dieses Verbindungstückes zur Aorta descendens sinkt der Druck in letzterer so sehr, daß er nicht mehr die Placentarzirkulation zu unterhalten vermag; infolge der außerordentlichen Verlangsamung des Blutstromes und unterstützt durch andere noch unbekannte Momente gerinnt das Blut in den Nabelarterien; die Nabelarterien veröden und werden in ihrem Verlaufe innerhalb der Bauchhöhle des Neugeborenen zu den seitlichen Bändern der Harnblase. Ebenso verengt sich die Nabelvene und damit auch der Duct. venosus Aranti, sie veröden und werden, ebenso wie der Ductus Botalli, zu soliden Strängen, und zwar wird das Stück der Nabelvene innerhalb der Bauchhöhle des Neugeborenen zum Nabelband (Lig. teres) der Leber. Bei den Wiederkäuern ist das Lig. teres nicht so ausgesprochen, wie beim Menschen und bei den Einhufern. Der nach der Geburt sich entwickelnde Kreislauf besteht durch das ganze Leben.

Ist nach anhaltender Kontraktion der Uterusmuskulatur die Erregbarkeit des fötalen Atemzentrums stark gesunken, so genügt die dyspnoïsche Blutbeschaffenheit infolge Unterbrechung des Placentarkreislaufs allein nicht, dann bedarf es zur Anregung der Atmung nach Preyer noch der Hautreize, dagegen lösen bei intaktem Placentarkreislauf nach Zuntz Hautreize allein keine Atembewegungen aus.

Die Zeit, die von der Befruchtung des Eies bis zur Ausstoßung der reifen Frucht verfließt, nennt man Schwangerschaft oder

Gravidität (beim Menschen), Tragezeit oder Trächtigkeitsdauer (bei Tieren). Sie beträgt bei

Mensch	40 Wochen	Schwein	17 Wochen
Elefant	90 „	Löwe	15—16 „
Giraffe	63 „	Wolf	10 „
Pferd	48 „	Hund, Fuchs, Katze, Meerschweinchen .	8—9 „
Rind	40 „	Hase, Kaninchen . .	4—5 „
Bär, Affe	30 „	Ratte, Maus . . .	3—4 „
Reh	24 „		
Schaf, Ziege . . .	20—23 „		

Geburtsakt. Während der Gravidität hat die Uterusmuskulatur eine gewaltige Massenzunahme erfahren (S. 668), und gegen Ende der Gravidität erfolgen Kontraktionen der Muskelfasern, nach Simpson u. a. wahrscheinlich angeregt durch die um diese Zeit eintretende Verfettung der Deciduazellen, wodurch der Zusammenhang zwischen Uterus und Ei gelöst wird. Diese klonischen Kontraktionen der Muskulatur nehmen an Intensität und Dauer zu und sind mit starker Schmerzhaftigkeit verbunden (S. 545), weshalb sie auch „Wehen" heißen. Nach den Beobachtungen von Hensen ist die Kontraktion des Uterus hierbei eine totale. Unter dem Druck der Kontraktionen des Uteruskörpers wird der vorliegende Eiteil gegen den inneren Muttermund getrieben und dieser auseinandergedrängt, dann rückt die Eispitze in den Mutterhalskanal vor, drängt auch den äußeren Muttermund (Fig. 152, c; S. 672) auseinander, der über den vorliegenden Teil zurückgezogen wird; nunmehr bilden Uterus und Vagina eine Höhle. Unter dem immer stärker wachsenden Druck platzen die Fruchthüllen meist an der vorgedrängten Eispitze, das Fruchtwasser fließt ab, nun wird die Trennung des so verkleinerten Eies vom Uterus eine noch vollständigere. Durch die an Kraft stetig zunehmenden Kontraktionen des Uterus, die noch durch die Aktion der Bauchpresse (S. 111) unterstützt werden, wird das Ei und bald danach die Eihüllen mit der Placenta ausgetrieben. Die durch die Lösung der Placenta eröffneten weiten Blutgefäße des Uterus werden durch die kräftige Kontraktion desselben komprimiert und dadurch jede weitere Blutung verhindert. Sind mehrere Eier zur Entwicklung gelangt, so werden die Föten aus dem Uterus einer nach dem anderen mit der zugehörigen Placenta ausgestoßen. Der Uterus hat, wie bekannt (S. 463), sein spinales Innervationzentrum im Lendenmark. Indes hat Goltz nach Abtrennung des Lendenmarks und auch des Brust- und Kreuzbeinmarks (S. 466) vom übrigen Rückenmark bei Hündinnen noch einen ungestörten Ablauf des Geburtsaktes beobachtet. Nach Abtrennung des Uterus von allen seinen Verbindungen mit der Cerebrospinalachse werden dessen Bewegungen innerhalb gewisser Grenzen von den Ganglien des sympathischen Systems (S. 529) beherrscht und zwar sowohl von den in der Uterussubstanz eingebetteten, als den in der Unterleibshöhle gelegenen Ganglien (Plexus hypogastricus).

Anhang.

Wachstum des menschlichen Körpers.

Im Leben des Menschen, von der Geburt bis zum Tode, unterscheidet man zweckmäßig verschiedene Perioden, und zwar

1. die Säuglingsperiode, von der Geburt bis zur ersten Dentition, dem Auftreten der ersten Milchzähne;
2. das spätere Kindesalter, etwa bis zum 7. Jahre reichend;
3. das Knabenalter bis zum Beginn der Geschlechtsreife (S. 646, 652) oder Pubertät, dem 13. bis 14. Jahre;
4. das Jünglingsalter, bis zur vollen Entwicklung des Körpers, etwa dem 20. Jahre reichend;
5. das Reifealter bis zum Beginn der Rückbildung (Klimakterium der Weiber [S. 647]), dem 45. bis 55. Jahre;
6. das Greisenalter.

Die Perioden 1 bis 4 entsprechen der Zeit des Wachstums. Periode 5 der höchsten körperlichen, geistigen und geschlechtlichen Leistungsfähigkeit, Periode 6 den Alterstörungen im Bau und den Verrichtungen der Organe (S. 641).

Unter 600 Neugeborenen betrug nach Quetelett und Altherr das Körpergewicht in

9 pCt. der Fälle	. . . . .	2	bis 2·5 kg
30 „ „ „	. . . . .	2·5	„ 3 „
42 „ „ „	. . . . .	3	„ 3·5 „
15 „ „ „	. . . . .	3·5	„ 4 „
$2^1/_2$ „ „ „	. . . . .	4	„ 4·5 „

also im Mittel 3·25 kg, dabei sind Knaben im Durchschnitt 120 g schwerer als Mädchen. Kinder Erstgebärender sind im Mittel um 140 g leichter als Kinder Mehrgebärender; am schwersten sind Kinder von Müttern zwischen 35 und 40 Jahren oder von solchen, die bereits vorher vier Schwangerschaften durchgemacht haben (Ingerslev).

Die Körperlänge des Neugeborenen beträgt 48 bis 50 cm.

Während der ersten zwei Lebenstage verliert das Neugeborene (durch Harn, Darm, Lunge, Hautabschuppung u. a., welche Verluste nur unvollständig durch die erst sich entwickelnde Nahrungzufuhr gedeckt werden) 100 bis 200 g, nimmt vom 3. Tage ab

zu und erreicht zwischen dem 5. und 7. Tage sein Anfangsgewicht wieder. Nun erfolgt eine mächtige Gewichtzunahme, sodaß schon nach 6 Monaten das Anfangsgewicht verdoppelt ist.

Auf die Woche berechnet, beträgt die Gewichtzunahme nach Albrecht im

1. Monat	225 g	7. Monat	105 g
2. u. 3. „	215 „	8. u. 9. „	80 „
4. „	180 „	10. „	65 „
5. „	150 „	11. „	60 „
6. „	125 „	12. „	52 „

also im ganzen Jahre + 6300 g.

Die Körperlänge nimmt zu von 48 bis 50 cm
in 5 Monaten bis auf 68 cm
„ 12 „ „ „ 77 „
somit nehmen Gewicht und Körperlänge erst schnell, dann immer langsamer zu.

Am besten gedeiht im Durchschnitt das Kind, wenn es gesäugt wird, weil keine Nahrung so gut ausgenutzt wird (S. 271) und so wenig Verdauungsarbeit erfordert als Frauenmilch.

Nach Daffner nimmt die Körperlänge zu im

	Knaben	Mädchen
2. Jahr auf	74	77 cm
3. „ „	85	84 „
4. „ „	92	90 „
5. „ „	97	96 „
6. „ „	103	101 „
7. „ „	107	105 „

also ist schon im 3. Lebensjahre das Kind halb so groß als der Erwachsene.

Nach den Bestimmungen von Key, Bowditsch u. a. an 125000 Schulkindern sind bis zum 11. Jahre Knaben länger und schwerer als Mädchen; das Verhältnis kehrt sich vom 12. bis 16. Jahre um. Vom 17. Jahre ab erhebt sich Länge und Gewicht der Knaben wieder über die der Mädchen. Im ganzen betrachtet verläuft die körperliche Entwickelung bei Mädchen entschieden rascher als bei Knaben und geht auch rascher dem Abschluß entgegen. Das 16. und 17. Jahr zeigen die allerkräftigste Entwicklung. Das Maximum der Körperlänge ist am Ende des 17. Jahres erreicht. das höchste Gewicht im 20. Jahre.

Die sozialen Verhältnisse üben einen bedeutenden Einfluß aus, insofern Kinder der ärmeren Volksklassen ihren Altersgenossen der wohlhabenderen Klassen sowohl an Länge als an Gewicht nachstehen.

Nach Malling-Hansen haben auch die Jahreszeiten Einfluß auf die Entwicklung des Kindes, insofern im Winter das Wachstum schwächer erfolgt als im Frühling und Sommer (April bis August), und zwar nimmt der Körper stets zuerst an Länge, dann erst an Gewicht zu.

Endlich ist noch von Interesse die Kenntnis der Körperlänge (l) und des Körpergewichts (g) in den einzelnen Lebensjahren, wie sie sich im Durchschnitt zahlreicher Messungen und Bestimmungen ergeben hat:

	Mann		Weib	
Alter	l	g	l	g
Neugeboren . . .	49 cm	3·25 kg	48 cm	3·13 kg
5 Jahre	97 „	16 „	96 „	15 „
10 „	130 „	25 „	120 „	23 „
15 „	160 „	41 „	160 „	42 „
20 „	170 „	60 „	162 „	52 „
25 „	170 „	66 „	162 „	55 „
30 „	170 „	66 „	162 „	55 „
40 „	170 „	64 „	162 „	55 „
50 „	170 „	63 „	162 „	56 „
60 „	165 „	62 „	155 „	54 „

Register.

A.

B.

C.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

Druckfehler.

Seite 393, Zeile 21 v. u. lies Zweifüßer statt Zweifüßler.
„ 393, „ 16 v. u. „ dasselbe.
„ 398, „ 12 v. o. „ Vierfüßer statt Vierfüßler.
„ 520, „ 23 v. u. „ vasodilatatorische Nerven statt vasodilatorische.
„ 526, „ 25 v. u. „ dasselbe.
„ 511, „ 6 v. u. „ S. 489 statt S. 465, 466.

Druck von L. Schumacher in Berlin N. 24.

